BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

44

N° 310 MAI - JUIN 1975

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1975

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.

Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.

Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.

Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 310, mai-juin 1975, Sciences de la Terre 44

Recherches sur les Madréporaires du Trias
III. Étude des structures pennulaires chez les Madréporaires triasiques

par Jean-Pierre Cuif *

Résumé. — L'analyse microstructurale de Madréporaires triasiques à ornementation latérale pennulaire permet d'établir que ce type d'ornementation peut se présenter chez des formes très variées du point de vue de l'architecture septale. Les structures pennulaires elles-mêmes s'avèrent d'ailleurs très diverses.

Du point de vue taxinomique, la valeur de l'analogie résultant de la présence de différenciation pennulaire demeure donc subordonnée à une analyse microstructurale complète.

Abstract. — The microscopic study of triassic corals shows that the pennular ornamentation (G. A. Gill, 1967) may be associated with various kinds of septal structures. It also appears that the *pennulae* are very different from a morphological and structural point of view.

The taxonomic value of this septal ornamentation can be estimated, for the triassic period, only after an exhaustive study of the septal microstructure.

SOMMAIRE

* *Laboratoire de Paléontologie, Bât. 504, Faculté des Sciences, 91405 Orsay.*

Introduction

Dans de nombreux genres de Madréporaires postpaléozoïques, les auteurs ont reconnu l'existence d'un type d'ornementation dont la caractéristique principale réside dans la formation d'inflexions latérales incurvées distalement vers le haut, toujours plus ou moins aplaties et différant en cela des granules coniques qui forment l'ornementation ordinaire des cloisons.

Bien que les premières observations sur ce sujet soient anciennes (Pratz, 1882) et malgré les très fines études de Koby (1881-1894), ce type d'ornementation n'avait pas suscité

la mise en place d'une terminologie particulièrement adaptée à sa description. Ainsi, les locutions : « carènes latérales », ou son équivalent allemand « Septalleistein », et encore « filets granulaires horizontaux » étaient pratiquement les seules employées.

En 1967, G. A. GILL apporte à la connaissance de ce type d'ornementation une amélioration importante en prenant comme base d'observation des polypiers du Callovien d'Israël appartenant aux genres *Chomatoseris*, *Dimorpharea*, *Calamoseris*.

A l'issue d'une minutieuse description de ces éléments ornementaux et de leurs rapports avec les structures septales, G. A. GILL propose trois termes nouveaux :

— pennules : élément latéral symétrique, aplati et incurvé distalement vers le haut, relatif à *un* seul axe trabéculaire ;
— mi-pennule : équivalent, mais limité à un seul côté de l'axe trabéculaire ;
— méniane (de *menianum* : balcon) : groupement de pennules à un même niveau.

Dans la conclusion de cet article, G. A. GILL établit une corrélation stricte entre les structures pennulaires et la microstructure septale en trabécules parfaitement centrées :

> « D'après l'étude de la microstructure d'un polypier à septes perforés, une microstructure fibreuse en faisceaux disposés autour d'un axe central ininterrompu paraît être valable pour l'ensemble des polypiers à septes pennulaires. »

En outre, sur la base de cette concordance entre structure septale et ornementation, G. A. GILL propose de réunir les formes pennulaires dans la super-famille nouvelle des Pennulacae.

L'intérêt évident d'un tel critère pour la systématique des Madréporaires m'a naturellement incité à rechercher dans quelle mesure les formes triasiques pouvaient entrer dans le cadre taxinomique ainsi préconisé.

Précisément, plusieurs genres décrits dans les deux principaux mémoires relatifs à la faune des Madréporaires triasiques (FRECH, 1890 ; VOLZ, 1896) présentent une ornementation de type pennulaire très apparente. Ainsi peut-on citer immédiatement, sur le seul examen des figurations de ces deux auteurs, les genres *Procyclolites* et *Astraeomorpha* pour la faune du Rhétien de Fischerwiese et le genre *Craspedophyllia* pour le Ladino-Carnien de Saint-Cassian.

La recherche des microstructures septales chez les Madréporaires triasiques m'a conduit à constater que ces exemples très anciennement connus ne représentent en fait que les cas où cette structure pennulaire atteint un développement suffisant pour être visible macroscopiquement. Bon nombre d'autres formes, où elle n'apparaît pas de façon aussi caractérisée, démontrent par contre que les modalités de réalisation de la structure pennulaire peuvent être variées, et qu'elle peut être associée à différents types de structure septale.

Il est donc indispensable de rechercher dans quelle mesure les classifications actuellement préconisées pour ces formes rendent compte de leurs similitudes microstructurales, et d'envisager les modifications qui devraient être introduites pour que soient mieux exprimés les rapports et différences ainsi mis en évidence.

C'est pourquoi les différents termes qui seront successivement examinés dans le présent travail, qu'ils désignent des formes anciennement décrites ou des types structuraux nouveaux (en particulier ceux qui sont issus des gisements de Turquie), sont présentés dans un ordre purement morphologique : formes solitaires, rameuses cérioïdes et thamnastérioïdes.

I. ÉTUDE DU GROUPE *OMPHALOPHYLLIA — CRASPEDOPHYLLIA — MYRIOPHYLLIA*

Historique

Pour la désignation des nombreux petits Madréporaires solitaires qui forment une part importante de la faune de Saint-Cassian, les anciens auteurs ont exclusivement utilisé le genre *Montlivaltia*, auquel nous avons consacré une part importante d'un précédent travail (Cuif, 1974).

Cependant, à partir de Laube (1865), on avait reconnu l'existence de types structuraux que la simple observation morphologique permettait aisément d'isoler des autres espèces de ce genre. C'est ainsi que cet auteur (p. 251) fut amené à créer, pour certaines d'entre elles, un terme générique nouveau, nommé *Omphalophyllia*, avec comme espèce-type expressément précisée *Montlivaltia gracilis* Münster.

Dans la synonymie de l'espèce-type de son nouveau genre, Laube introduit une autre espèce de Münster, *M. granulosa*, dont la seule différence avec *M. gracilis* est, d'après lui, que « le sommet de la columelle de *M. gracilis* demeure plus profond que celui de *M. granulosa* ».

Or, ainsi que l'ont relevé J. W. Wells (1943) et J. Alloiteau (1957 : 104), d'Orbigny (1849) a créé sur l'espèce *M. granulosa* Münster un terme générique nouveau, *Conophyllia*, dont l'antériorité vis-à-vis du genre de Laube est évidente. En admettant la similitude des termes spécifiques *gracilis* et *granulosa*, Laube se trouvait alors dans l'obligation de faire tomber le premier en synonymie avec le second, et par conséquent d'employer le genre de d'Orbigny pour les classer. La solution inverse qu'il a adoptée est donc erronée.

Le terme *Omphalophyllia* ne peut cependant être immédiatement éliminé de la nomenclature, sa validité devant être réexaminée en fonction des rapports existant entre les termes *gracilis* et *granulosa*, dont la synonymie proposée par Laube ne repose que sur une analyse externe.

En effet, si l'étude microstructurale confirme la similitude préconisée lors de la création du genre *Omphalophyllia*, le terme *gracilis* doit disparaître de la nomenclature, et le genre *Omphalophyllia* avec lui. Par contre, s'il apparaît que les différences structurales entre les deux espèces de Münster sont en fait de niveau générique, le terme *Omphalophyllia* pourra subsister avec comme type *M. gracilis* Münster, l'espèce *granulosa* demeurant de toute façon seule représentative du genre *Conophyllia* d'Orbigny.

On constate que le genre de d'Orbigny est demeuré entièrement ignoré des auteurs qui, postérieurement à Laube, ont étudié les Madréporaires triasiques. Ainsi Volz (1896 : 67) n'y fait aucune allusion. La classification qu'il propose (1896 : 63-64) est la suivante.

Le genre *Omphalophyllia* devient un point de référence à partir duquel se différencient deux autres termes :

— *Craspedophyllia* Volz, avec valeur de sous-genre dans la classification proposée

par cet auteur. Ce terme se différencie du genre *Omphalophyllia* proprement dit (toujours selon VOLZ) par la possession de carènes septales continues et d'un « Urseptum ».

— *Myriophyllia* Volz, caractérisé principalement par une structure axiale spongieuse remplaçant la columelle styliforme massive des *Omphalophyllia*.

On doit insister sur le caractère très judicieux des notations microstructurales présentées par VOLZ, et sur le fait que leur utilisation comme critère d'ordre générique représente un progrès considérable par rapport aux diagnoses formulées avant lui. Cependant, on peut constater à nouveau, aussi nettement que pour les genres précédents [cf. *Montlivaltia* et *Thecosmilia* (CUIF, 1974)], que ces critères microstructuraux très valables sont utilisés de façon telle que la classification proposée par VOLZ présente de nombreux points incompatibles avec les règles actuellement en usage.

Le cas du genre *Omphalophyllia* est tout à fait typique à cet égard. D'après VOLZ, le genre *Omphalophyllia* réunirait huit espèces, dont quatre nouvelles. Aucune n'est explicitement proposée comme type du genre, alors que parmi les quatre espèces provenant de travaux antérieurs est présente *Montlivaltia gracilis* (MÜNSTER, pl. II, fig. 5), à laquelle LAUBE avait assimilé *M. granulosa* pour en faire le type du genre. Cette assimilation est également acceptée par VOLZ, mais en sens inverse, puisque l'espèce devient alors *O. granulosa* (la discussion portant d'ailleurs quasi exclusivement sur les spécimens de LAUBE et non sur ceux de MÜNSTER).

Ce terme n'en devient pas pour autant le type du genre, car VOLZ admet alors l'espèce *Montlivaltia boletiformis* Münster (pl. II, fig. 9) comme forme de référence. Il est suivi en cela (et tout à fait explicitement cette fois) par DIENER (1921 : 28), ce qui aboutit à une contradiction avec la notation précise de LAUBE qui a fondé son genre sur *M. gracilis*.

A l'issue de ce bref historique, il est donc clair que le chapitre consacré à ces trois termes génériques doit comporter tout d'abord une comparaison microstructurale entre *Montlivaltia granulosa* et *M. gracilis* d'après les spécimens de MÜNSTER, auteur de ces deux espèces.

Ensuite, une étude de *Craspedophyllia alpina* (Loretz) et de *Myriophyllia badiotica* permettra d'évaluer l'opportunité du groupement de ces termes génériques, tel que l'usage s'en est maintenu depuis DIENER (1921 : 27-29).

COMPARAISON ENTRE *Montlivaltia gracilis* Münster, 1839, ET *Montlivaltia granulosa* Münster, 1839

Les spécimens originaux de MÜNSTER sont conservés à la Bayerische Staatsammlung de Munich sous les numéros As. VII 306 à 308 (3 spécimens de *M. gracilis*) et As VII 293 (1 spécimen de *M. granulosa*).

Outre les renseignements fournis par l'observation de ce matériel des compléments portant sur les rapports entre ornementation et microstructure septale ont été obtenus à partir d'échantillons recueillis dans les gisements-types.

Montlivaltia gracilis Münster
(Pl. I; fig. 1)

Bien que ce terme spécifique soit assez malencontreusement choisi, il n'existe aucune ambiguïté sur les spécimens auxquels il se rapporte. Il s'agit en effet de petits polypiers

coniques, relativement courts. Le terme *gracile* ne peut guère s'appliquer qu'aux cloisons qui sont assez minces. Une forte épithèque monte très haut sur les bordures externes, tandis que les bords distaux, légèrement convexes, forment un plateau calicinal peu bombé et faiblement déprimé au centre où s'insère une forte columelle. Les cloisons sont relativement denses : écartement mesuré à la périphérie du calice, 200 à 240 μ (pl. I, 1-3).

Ornementation et microstructure septales

Les faces latérales des cloisons portent une ornementation très nettement caractérisée du point de vue morphologique. On observe, en effet, une succession d'excroissances rectangulaires, insérées selon une disposition irrégulièrement alterne (pl. I, 4 et 5). D'une dimension assez régulière (longueur moyenne : 180 μ), ces éléments caractéristiques sont parfaitement individualisés jusqu'à l'extrémité distale des cloisons.

L'examen des faces latérales permet en outre d'observer que le groupement de ces éléments ornementaux peut se réaliser, chez un même spécimen, selon des modalités diverses. Localement, ces expansions latérales sont produites de façon relativement synchrone sur une même face septale, formant alors des rangées subhorizontales. Chaque élément y demeure distinct, mais leur alignement réalise des pseudo-carènes latérales. Cette régularité dans la mise en place des expansions latérales demeure toujours brève : à la disposition pseudo-cariniforme occasionnelle se substitue une répartition homogène mais irrégulière des axes latéraux, qui semble représenter, en fait, la disposition normale des éléments ornementaux chez ce terme spécifique.

La structure septale est parfaitement trabéculaire. Les axes, disposés en système faiblement divergent (en rapport avec la morphologie peu convexe du bord distal) et toujours dans un même plan, sont distants de 200 μ environ (fig. 1). On constate aisément, aussi bien en lame mince qu'au microscope électronique, que chaque élément ornemental est relatif à un seul trabécule et est lui-même formé d'un seul axe court, issu de l'axe trabéculaire principal et s'infléchissant fortement dans l'espace intercloisonnaire en prenant la morphologie caractéristique signalée ci-dessus (pl. I, 6-7).

On peut, en outre, constater que, si la disposition générale de ces éléments est irrégulière, leur production au long d'une même trabécule est très régulièrement alterne.

La columelle styliforme, très nettement individualisée morphologiquement (diamètre 0,2-0,3 mm), présente une structure monocentrique. Les coupes sagittales montrent que sa morphologie apicale est normalement conique ; l'angle au sommet d'environ 90 à 100°

PLANCHE 1

1-2-3. — Morphologie de *Montlivaltia gracilis* Münster : 1, face calicinale (5 ×) ; 2-3, gemmation et morphologie du plateau calicinal (originaux de Münster) (2 ×).

4-5. — Ornementation latérale des cloisons. 4, disposition des structures pennulaires sur une face septale (35 ×) ; 5, aspect des cloisons sur la face orale (35 ×).

6-7-8. — Microstructure septale : 6, coupe radiaire tangentielle à une cloison. Chaque faisceau correspond à la mise en place d'une pennule dans l'espace interseptal (175 ×) ; 7, coupe transversale d'une cloison : structure trabéculaire parfaite (175 ×) ; 8, coupe longitudinale d'une cloison dans le plan médioseptal : axes trabéculaires parallèles (175 ×).

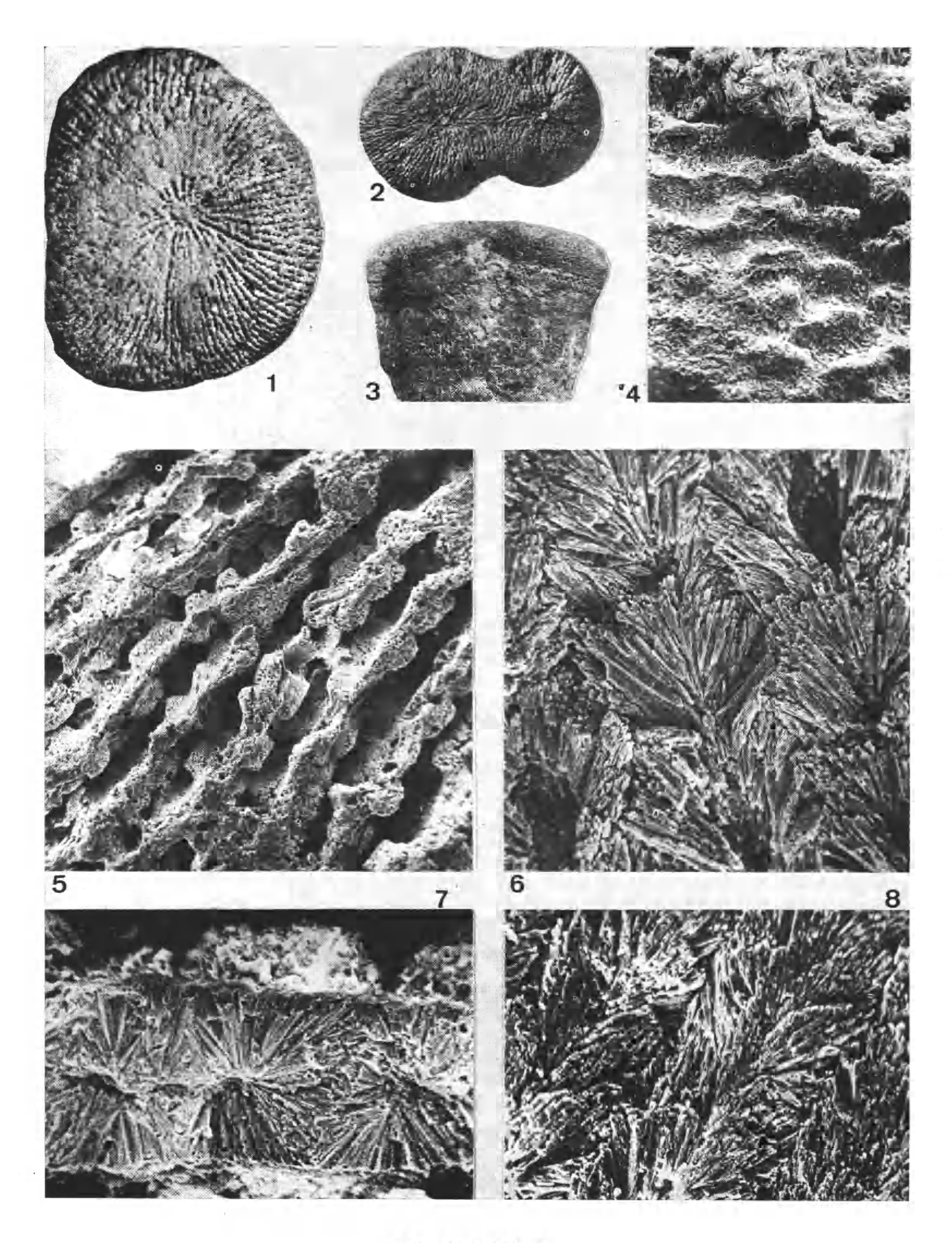


PLANCHE I

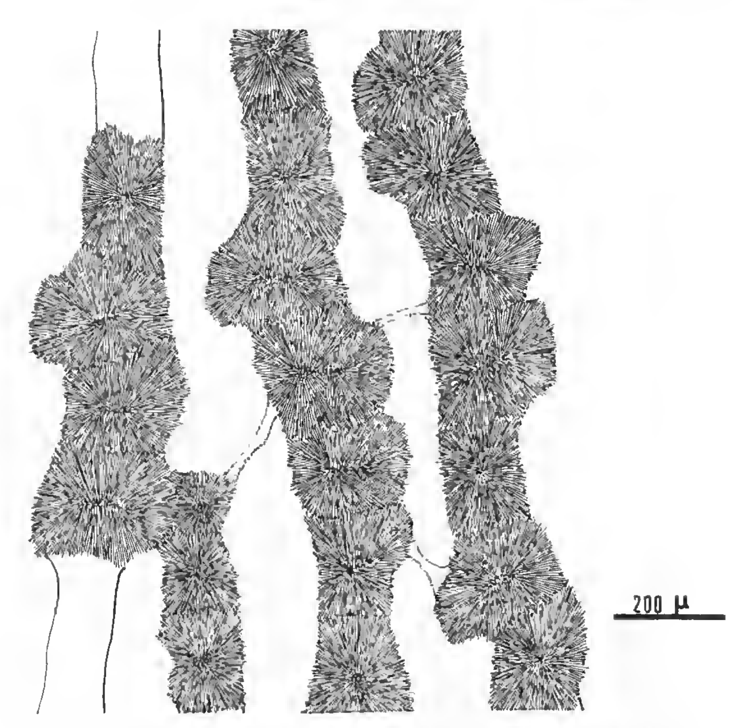


FIG. 1. — Microstructure septale de *Montlivaltia gracilis* Münster (d'après un spécimen original de MÜNSTER n° As VII-307).

est généralement peu visible extérieurement, étant atténué par l'abrasion de la face calicinale.

L'endothèque est peu développée : dissépiments minces dont la rareté peut être mise en rapport avec le fort développement de l'ornementation latérale.

La gemmation se réalise par bipartition, marquée par l'individualisation d'un nouveau centre columellaire. L'inflexion des cloisons et la constriction progressive du calice initial se réalise ensuite, toujours très lentement. Sur un des spécimens originaux de MÜNSTER (pl. I, 2-3), les centres columellaires sont déjà distincts à la face inférieure et distants de 1,8 mm. Sur la face calicinale, soit 11 mm plus haut, leur écartement est de 6 mm, et la constriction de la face calicinale est loin d'être achevée.

Montlivaltia granulosa Münster
(Pl. II ; fig. 2-3)

D'un point de vue morphologique, la différenciation entre *M. granulosa* et *M. gracilis* est très apparente. Tout d'abord, la convexité du plateau calicinal est beaucoup plus accusée chez *M. granulosa* que chez l'espèce précédente. Il s'agit plutôt, d'ailleurs, de la convexité des bordures distales des cloisons, de telle sorte qu'à un fort bombement situé à

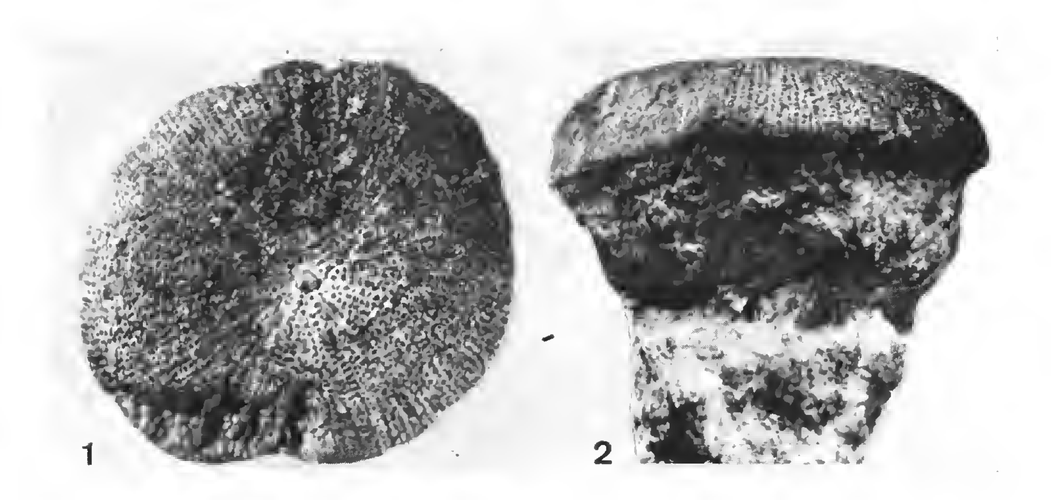


PLANCHE II

Montlivaltia granulosa Münster.

1. — Face orale (5 ×). Noter la très forte ornementation granulaire en rangées simples.
2. — Profil (5 ×) : plateau calicinal fortement bombé et surplombant, disposition correspondant à une prédominance de la partie costale des cloisons.

la moitié des éléments radiaires correspondent une dépression axiale beaucoup plus nette que chez *M. gracilis*, mais aussi une bordure périphérique beaucoup plus surplombante.

L'examen des bordures distales des cloisons accentue cette différence apparente. Chez *M. granulosa*, l'ornementation est très accusée, marquée par de forts granules hémisphériques distants de 110-120 µ. Une comparaison des figures 2-3 (pl. I) et 1-2 (pl. II), portant sur les spécimens originaux des deux espèces, fait bien apparaître la netteté de leurs caractères morphologiques différentiels.

Microstructure

En lames minces, des éléments de similitude importants sont décelables : la microstructure septale est parfaitement trabéculaire, comme dans l'espèce précédente ; l'ornementation latérale se réalise par l'inflexion dans la cavité interseptale d'axes courts.

Mais à côté de ces ressemblances fondamentales, qui placent ces deux formes dans un voisinage relativement proche, on peut noter comme caractères microstructuraux différentiels : l'arrangement des trabécules ; les modalités de groupement des axes latéraux ; la structure de la columelle.

Il apparaît, en effet, que chez *M. granulosa*, la structure septale n'est plus celle d'un système divergent symétrique et peu accentué tel qu'on l'observait chez *M. gracilis*, mais que les éléments radiaires sont fortement dissymétriques. Les trabécules de la région axiale sont verticales, et la quasi-totalité de la cloison est édifiée par des trabécules infléchies vers l'extérieur. Les cloisons de *M. granulosa* sont donc principalement costales (fig. 3).

Compte tenu de cette inflexion très prononcée des trabécules vers l'extérieur, les coupes

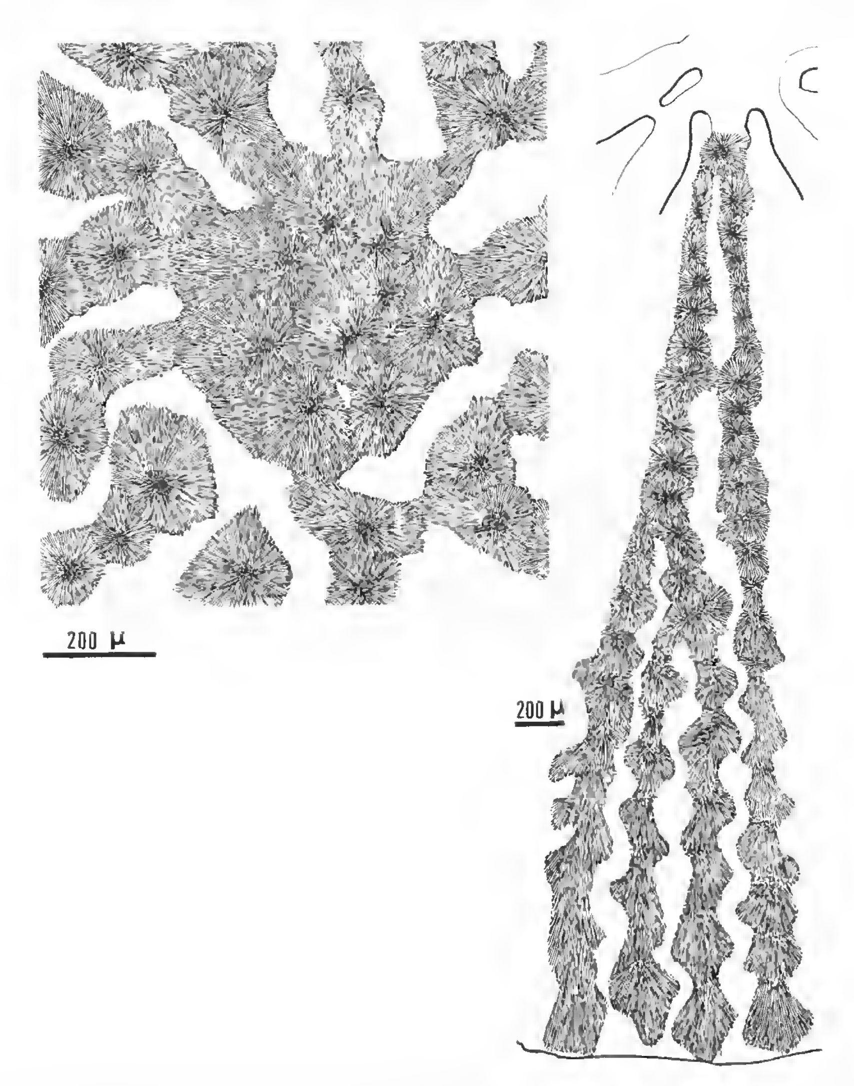


Fig. 2. — Section transversale de la columelle de *M. granulosa* : structure très nettement polycentrique.
Fig. 3. — Microstructure septale. Noter l'inflexion des trabécules vers l'extérieur. A la périphérie elles sont coupées sagittalement.

transversales permettent d'observer, dans la région périphérique, des trabécules en section quasi sagittale. On constate alors que les axes courts latéraux sont fréquemment en disposition opposée deux à deux, de part et d'autre de l'axe dont ils sont issus, ce qui explique la dimension des volumineux granules qui marquaient la bordure distale de cette espèce.

Par ailleurs, l'organe axial de *M. granulosa* est très nettement polycentrique (fig. 2). Il apparaît comme formé de la réunion d'axes verticaux isolés de ceux (également verticaux) qui forment la bordure interne des cloisons. En cela, la columelle de *M. granulosa*

est très différente de l'organe axial massif de *M. gracilis*. A noter d'ailleurs que cette structure polycentrique parfaitement nette en raison des lacunes que l'on peut occasionnellement observer entre les centres (cf. fig. 2) est confirmée par le fait que de nombreuses cloisons ont leur bord interne en contact avec l'organe axial ainsi édifié.

Enfin, la comparaison des plans d'insertion septale chez les deux espèces en question, même réduite à l'observation des seules faces calicinales, fournit un argument supplémentaire en faveur de leur classement dans deux termes génériques distincts. En effet, alors que chez *M. granulosa* Münster la disposition des cloisons est pratiquement radiaire et alterne, on observe chez *M. gracilis* Münster un groupement des cloisons en séries décroissantes de part et d'autre d'éléments radiaires majeurs qui parviennent seuls à l'axe calicinal (pl. I, 1).

Cette organisation particulière de l'appareil septal a été signalée par Schindewolf (1942) dans son mémoire sur les rapports entre l'insertion septale chez les Madréporaires paléozoïques et les formes plus récentes : bien que l'exemple choisi par Schindewolf (*Omphalophyllia boletiformis*) ne concerne pas l'espèce en question ici, on peut également observer cette disposition chez celle-ci. Sans préjuger en rien de la signification de ce plan d'insertion des cloisons quant à d'éventuels rapports avec le plan tétraméral classique (question qui ne peut être valablement envisagée que par l'étude de sections sériées et non la simple observation de faces calicinales), il est clair que l'absence de cette disposition chez l'holotype de *M. granulosa* conduit également à le séparer de *M. gracilis*.

En conclusion, la comparaison des données morphologiques et microstructurales relatives à *M. gracilis* et à *M. granulosa* montre nettement que l'assimilation des deux termes spécifiques, proposée par Laube, n'est pas justifiée. Qui plus est, les différences structurales sont suffisamment importantes pour être à la base de deux termes génériques distincts.

Par conséquent, le terme *Conophyllia*, proposé par d'Orbigny, doit être conservé avec *Montlivaltia granulosa* Münster comme type, tandis que *Montlivaltia gracilis*, utilisé par Laube (conjointement avec *M. granulosa*) pour son genre *Omphalophyllia*, en devient donc le seul support.

CRASPEDOPHYLLIA Volz, 1896 (p. 64)

Espèce-type : *C. alpina* (Loretz) 1875. Lectotype, Diener, 1921 : 29. [Et non *C. cristata* comme Vaughan et Wells (1943 : 116) le rapportent par erreur.]
= *Axosmilia cristata* Loretz, 1875.

L'utilisation par Loretz du terme *Axosmilia* Milne-Edwards et Haime, 1848, pour les polypiers solitaires dont il est question ici a été à juste titre réfutée par Volz. L'espèce-type d'*Axosmilia* est en effet *Caryophyllia extinctorum* Michelin, 1840, du Bajocien de Croixville (Calvados), forme chez laquelle un septe majeur s'étend selon le grand axe de l'ellipse calicinale et forme une columelle lamellaire.

Lorsque Volz propose le terme *Craspedophyllia*, il apparaît comme une subdivision d'*Omphalophyllia*, et est alors destiné à réunir toutes les formes qui, pourvues d'une columelle axiale, présentent une structure septale en « urseptum », et une ornementation latérale sous forme de carènes horizontales.

Jamais repris par la suite, puisqu'il n'est toujours pourvu que des trois espèces réunies par Volz, le terme a simplement été érigé en genre distinct par Diener (1921 : 29), avec comme espèce-type *C. alpina*.

La diagnose originale de cette espèce n'apporte que peu de compléments morphologiques à la définition générique. Outre les caractères fondamentaux relatifs à la microstructure septale, Volz signale seulement : un diamètre calicinal de 5 à 16 mm, une « densité septale » de 9 cloisons/mm ; une endothèque à nombreux dissépiments, une muraille mince.

Seuls ont pu être observés les spécimens originaux de Volz concernant cette espèce. Ils sont conservés au Geologische Bundesanstalt de Vienne sous les n°s 4402, 4403, 4405, 4418. C'est à partir de ces spécimens et de nouvelles récoltes effectuées à Seelandalp et au Sett-Sass que sont établis les compléments microstructuraux ci-dessous.

Microstructure septale

L'observation des modalités d'édification des cloisons, à partir de leur bordure distale, permet de retrouver un principe d'édification qui présente de fortes analogies avec celui qui a été mis en évidence précédemment (Cuif, 1974), à propos de certaines formes classées *Montlivaltia* et *Thecosmilia* auct.

La caractéristique majeure des cloisons de *Craspedophyllia* est, en effet, d'être dépourvues de trabécules vraies. La bordure distale, pratiquement rectiligne est constituée par la mise en place de faisceaux de fibres, aigus et parallèles entre eux, leurs apex étant alignés dans le plan médio-septal. Ces faisceaux se développent régulièrement, donnant naissance à une bordure distale continue dont les sections transversales montrent l'aspect triangulaire.

Sur les cloisons ainsi formées on observe alors le développement d'axes latéraux produisant des sclérodermites jointifs insérés presque perpendiculairement au plan septal (légèrement obliques vers le haut). Apparaissant simultanément sur toute la largeur de la cloison et d'un même côté, ces axes courts édifient les très fortes carènes latérales que la terminologie proposée par Gill et Lafuste dénomme ménianes. Il apparaît clairement, en comparant les figurations relatives aux coupes minces et celles obtenues au microscope électronique, que les centres de calcification observables en lame correspondent en réalité à ces axes courts latéraux, et non à des axes trabéculaires vrais, orientés verticalement.

Sur une cloison donnée, la production de ces structures latérales montre une tendance très nette à prendre une disposition symétrique qui n'est toutefois jamais réalisée : il existe toujours un décalage vertical entre les cloisons d'une même paire.

Variabilité structurale liée à la disposition du plan médio-septal

L'insertion des apex des faisceaux fibreux dans le plan médio-septal, caractère constant de ce type structural, détermine l'existence d'une zone médiane subrectiligne qui parcourt la cloison dans toute sa longueur. Cette zone médiane représente l' « Urseptum » des auteurs allemands, terme dont la discussion a déjà été abordée dans les précédentes analyses. Il est bien évident que l'aspect de cet « Urseptum » est déterminé par la morphologie du bord distal, et que celui-ci n'est pas toujours parfaitement rectiligne. Dans ce cas, les faisceaux fibreux vont se trouver affectés par les ondulations du plan qui réunit leurs

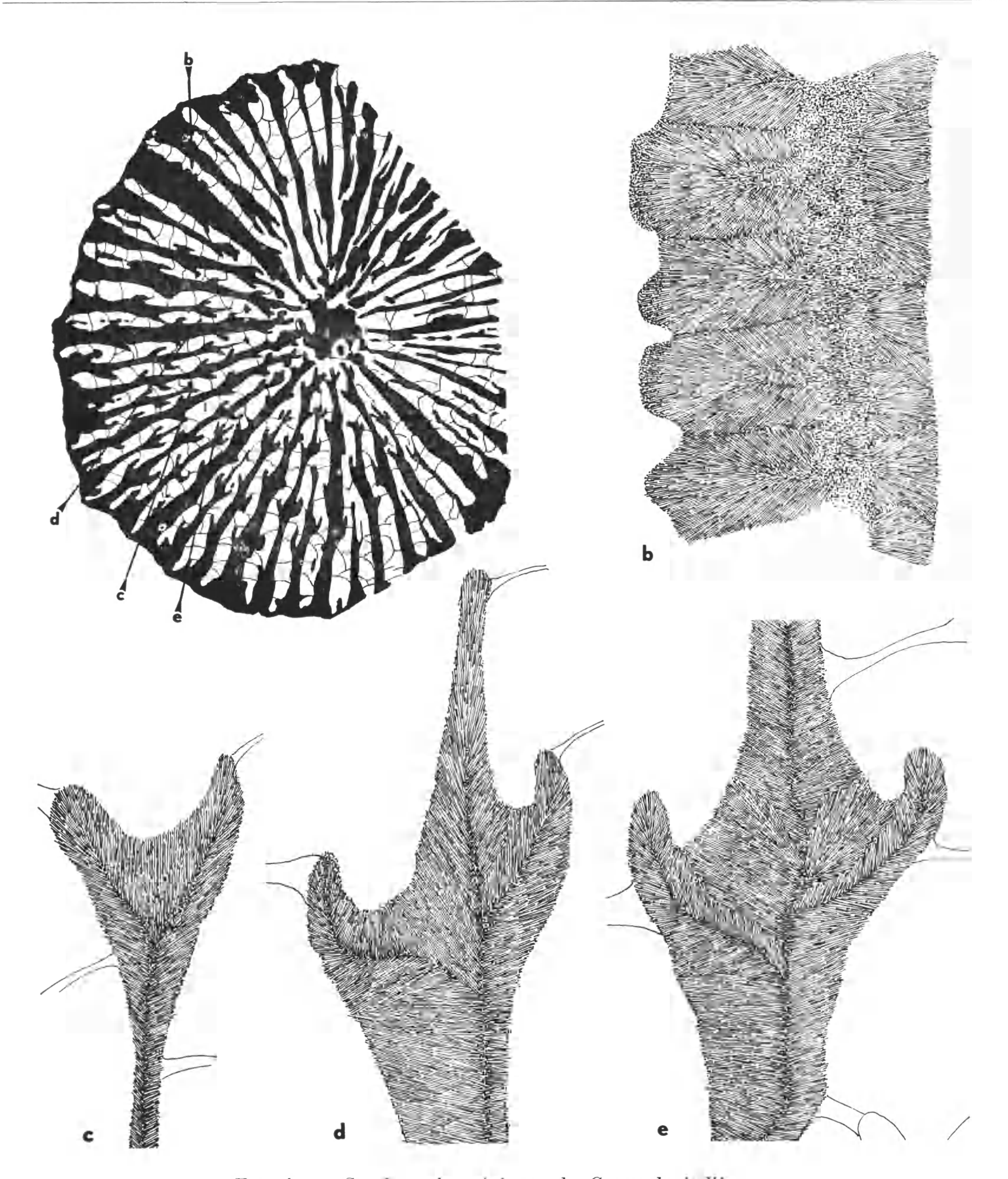


Fig. 4. — Sections des cloisons de *Craspedophyllia.*

a, Schéma de localisation des figures b, c, d, e ; b, section au niveau d'une méniane bien différenciée coupée tangentiellement ; la méniane est formée par des sclérodermites bien individualisés et jointifs (comparer avec la planche III, 3) ; c, ménianes au bord distal-interne, coupées transversalement : formation très précoce des inflexions latérales ; d et e, sections perpendiculaires à l'allongement de ménianes bien différenciées : insertion des axes latéraux sur la zone médioseptale, inflexion vers le haut des bordures distales des ménianes.

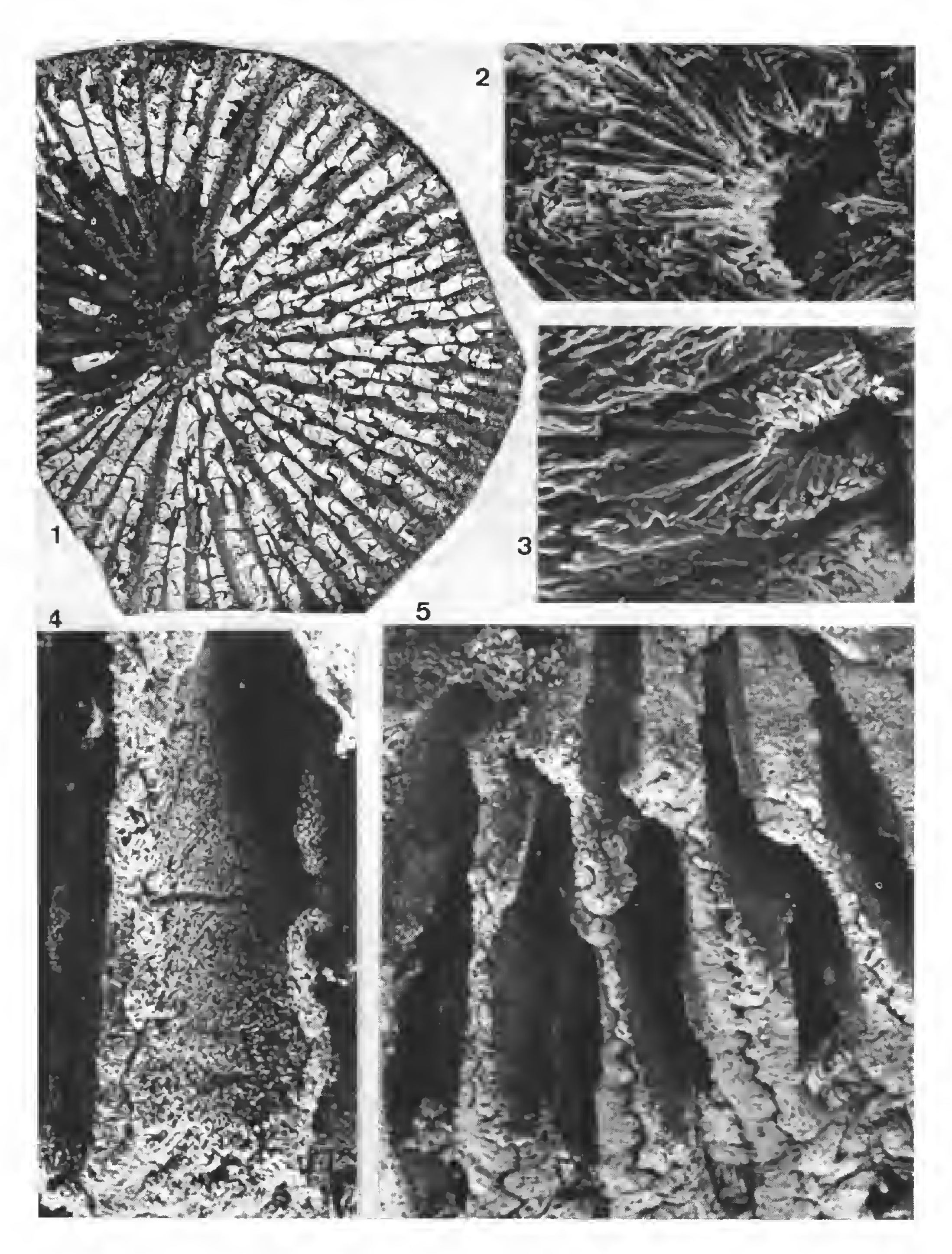


PLANCHE III

apex, les fibres montrant alors une certaine convergence (pl. III, 2). Les ondulations du bord distal peuvent même présenter une certaine régularité, dans le plan horizontal aussi bien que vertical, déterminant un « Ureseptum » en zigzag (cf. pl. III, 5), dont l'aspect a déjà été noté macroscopiquement par Volz.

Les divers cas observables en ce qui concerne cette variation de la microstructure septale, variations dont la réunion sur un même spécimen démontre l'absence de valeur systématique, sont indiqués sur la figure 4, correspondant aux photographies obtenues sur un spécimen du Sett-Sass.

Position systématique de ce type structural

La microstructure septale qui vient d'être décrite rend impossible le classement du terme *Craspedophyllia* comme sous-genre d'*Omphalophyllia* comme l'avait proposé Volz.

Déjà en 1921, Diener, sur la base des seules indications formulées par Volz lui-même, avait conclu à la séparation des deux termes, suggérant d'utiliser *Craspedophyllia* en tant que genre.

L'analyse structurale ci-dessus montre en outre que *Craspedophyllia* doit être classé dans un groupe distinct de celui qui réunira *Conophyllia* d'Orbigny (espèce-type : *M. granulosa* Münster) et *Omphalophyllia* Laube (espèce-type : *M. gracilis* Münster), genres dont la structure septale est parfaitement trabéculaire.

MYRIOPHYLLIA Volz, 1896 (p. 64)

Volz décrit sous le terme *Myriophyllia* qu'il considère comme nouveau, une série de polypiers solitaires ou peu ramifiés, caractérisés, au premier abord, par la possession d'éléments radiaires très nombreux et fins. Or, un terme générique identique avait été sommairement défini par d'Orbigny en 1849 pour *Meandrina rastellina* Michelin, 1843 (p. 99, pl. 18, fig. 7). Le sens du terme s'est trouvé plus récemment précisé par une description de L. Beauvais (1964 : 150-152) qui érige en néotype un spécimen de la collection Michelin, en remplacement de l'original disparu. Il s'agit ici de colonies lamellaires, présentant de longues séries calicinales méandroïdes.

Il n'existe donc aucun doute sur le fait que les deux groupes d'espèces ainsi réunies sous le même terme générique n'ont pas de rapport, ni sur le caractère d'antériorité du genre de d'Orbigny.

PLANCHE III

Craspedophyllia alpina (Loretz).

1. — Section transversale. Noter l'aspect des ménianes en coupe oblique (8 ×).
2. — Disposition des fibres en rapport avec l'ondulation du plan médio-septal (400 ×).
3. — Sclérodermite bien différencié constituant les ménianes (400 ×).
4. — Bordure distale d'une cloison et première paire de méniane en vue orale. Noter l'aspect irrégulièrement ondulé de la bordure distale des ménianes (90 ×).
5. — Bordure périphérique d'un calice montrant à la fois la microstructure septale et la morphologie des cloisons (45 ×).

Cependant la confusion ainsi établie a été maintenue très longtemps. Ainsi, Vinassa de Regny (1915 : 101, pl. LXXI, fig. 11-13) décrit un *Myriophyllia timorica* en admettant le terme générique au sens de Volz.

Un peu plus tard, Diener (1921 : 27) reprend le genre *Myriophyllia* Volz pour recenser les espèces triasiques, sans faire mention du sens qu'avait attribué d'Orbigny à ce terme.

Les différences morphologiques et structurales évidentes existant entre les représentants de *Myriophyllia* d'Orbigny et de *Myriophyllia* Volz impliquent cependant, sans aucun doute, que ces dernières soient groupées sous un autre terme générique.

Choix du terme générique dans lequel doivent être classées les espèces proposées par Volz

Issus des gisements de Seelandalp, et non de Misurina comme Volz le rapporte par erreur, les spécimens étudiés par celui-ci présentent des caractéristiques morphologiques accusées, portant principalement sur l'appareil septal. Celui-ci est, en effet, formé de cloisons minces, très régulièrement disposées et denses : leur nombre par millimètre de diamètre (« densité septale ») atteindrait 20-25 chez *M. badiotica*. Conjugué à l'absence de la columelle styliforme observable chez les *Omphalophyllia*, ce caractère de l'appareil septal distingue morphologiquement ces polypiers des autres formes connues à cette époque (cf. pl. IV, 2).

En outre leur microstructure septale a été très exactement décrite par Volz, et les observations complémentaires réalisées sur les spécimens originaux du Geologische Bundesanstalt de Vienne, ainsi que sur de nouveaux échantillons de Seelandalp confirment absolument l'essentiel de ses notations.

Dans tous les cas, les éléments radiaires sont édifiés par des trabécules parfaitement centrées, jointives, en disposition septale simple. Elles sont verticales à la périphérie, et ne s'infléchissent que relativement peu en direction axiale, disposition corrélative d'un plateau calicinal sensiblement horizontal, ou peu convexe, simplement creusé en son centre d'une fossette axiale relativement forte.

Les extrémités distales des trabécules, très amincies, se projettent dans la cavité axiale où elles forment la columelle spongieuse notée par Volz. Elles forment également les dents régulières du bord distal des cloisons.

S'il est donc évident que le terme générique utilisé par Volz doit être modifié, il est également clair que le long usage qui en a été fait incite à ne lui apporter qu'un changement minime, le terme nouveau devant concilier les exigences taxinomiques et la commodité qu'apporte le rappel de ses origines. En outre, il semble judicieux de tenir compte de l'exactitude des notations morphologiques et structurales de Volz, et du fait que le terme utilisé jusqu'ici mettait à juste titre l'accent sur la caractéristique morphologique principale de ces polypiers.

Il est donc proposé d'employer le terme *Myriophyllum*, avec comme espèce-type *Myriophyllia badiotica* (Volz), pour le classement des formes étudiées ci-dessous.

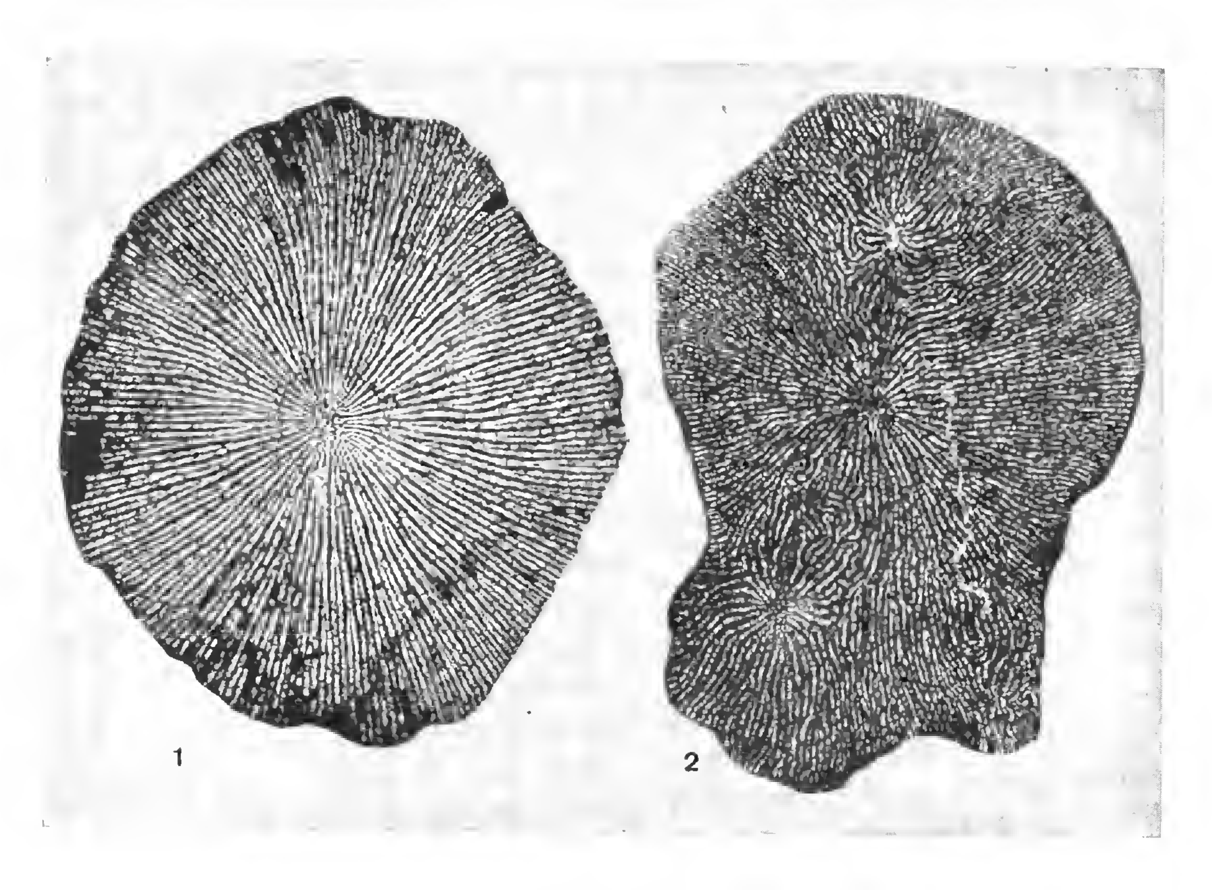


PLANCHE IV

Myriophyllum n. g. (= *Myriophyllia* Volz, 1896).
1. — *M. badioticum* (Volz), section transversale (2,5 ×).
2. — *M. munsteri* (Volz).

Myriophyllum badioticum (Volz)

— *Montlivaltia* sp. ind. Loretz, 1875.
— *Myriophyllia badiotica* in Volz, 1896 : 75.

Rappel des caractères principaux de l'espèce-type

Présentant les caractères généraux indiqués ci-dessus, l'espèce-type se distingue par sa taille particulièrement importante. Il s'agit, en effet, de polypiers régulièrement circulaires dont le diamètre peut atteindre 35-40 mm (pl. IV, 2). Bien qu'ils soient typiquement solitaires, on peut observer occasionnellement que le plateau calicinal comporte deux ou

trois centres nettement individualisés, même s'ils ne donnent pas lieu à une séparation morphologique des polypiérites. Ce trait est d'ailleurs quasi général et, parmi les espèces examinées ici, seule *Myriophyllia dichotoma* présente un aspect dendroïde caractérisé.

Les mesures concernant le nombre des cloisons et la « densité septale » n'ont pas fourni les chiffres extrêmement élevés indiqués par Volz. Ainsi le spécimen présenté planche IV, 2, qui, par sa taille se place sans aucun doute dans l'espèce en question, ne compte que 260 cloisons environ, soit une « densité septale » de 9-10. Les données de Volz concernant l'épaisseur des éléments radiaires sont également sujettes à caution. On peut, en effet, observer sur une même section des différences d'épaisseur excédant largement celles que Volz admet comme critères distinctifs des différentes espèces qu'il place dans ce genre.

Ceci tient au fait que les granules latéraux, figurés par Volz en disposition irrégulière, se produisent au contraire de façon relativement synchrone et symétrique sur les deux faces d'une même cloison. Lorsque le plan de coupe atteint une de ces régions, l'épaisseur de la cloison est au minimum doublée, dépassant ainsi largement les limites fixées par Volz comme caractéristiques de cette espèce.

Les granules ainsi produits de façon synchrone ne conduisent cependant pas à la formation de ménianc défini, ni même de carène granulaire nettement caractérisée. En effet, demeurant toujours peu élevés, et dépourvus d'axe propre, les granules ornementaux n'apparaissent dans le plan de coupe que comme des inflexions atténuées de la paroi septale (fig. 5).

En outre, l'écartement vertical de ces rangées granulaires est suffisamment important pour conserver aux sections des cloisons leur extrême finesse qui est le caractère principal sur lequel fut basée la création de ce terme générique.

Gemmation

Bien qu'il n'atteigne jamais son complet achèvement, le processus de multiplication des centres caliciuaux présente des caractéristiques qui permettent de le rattacher au type centrifuge : différenciation de centres et séparation précoce des futurs calices par la mise en place d'une structure thécale néoformée qui progresse du centre vers la périphérie du calice initial.

Rapports et différences entre les espèces-types des quatre genres distingués ci-dessus

Les structures septales de trois des quatre termes génériques examinés ci-dessus (*Conophyllia*, *Omphalophyllia* et *Myriophyllum*) présentent une structure trabéculaire parfaite. Chez *Craspedophyllia*, par contre, la présence d'une zone médio-septale continue, à partir de laquelle se différencient des axes courts, constitue un critère différenciel majeur.

Cette opposition s'avère particulièrement intéressante en ce qui concerne les rapports entre structure pennulaire et structure trabéculaire. On observe, en effet, ici que c'est précisément chez l'espèce où cette dernière est la bien moins réalisée que le développement des structures pennulaires est le plus net : la différenciation des axes courts latéraux parfaitement parallèles et jointifs détermine en effet des ménianes très bien caractérisées (pl. III, 4-5).

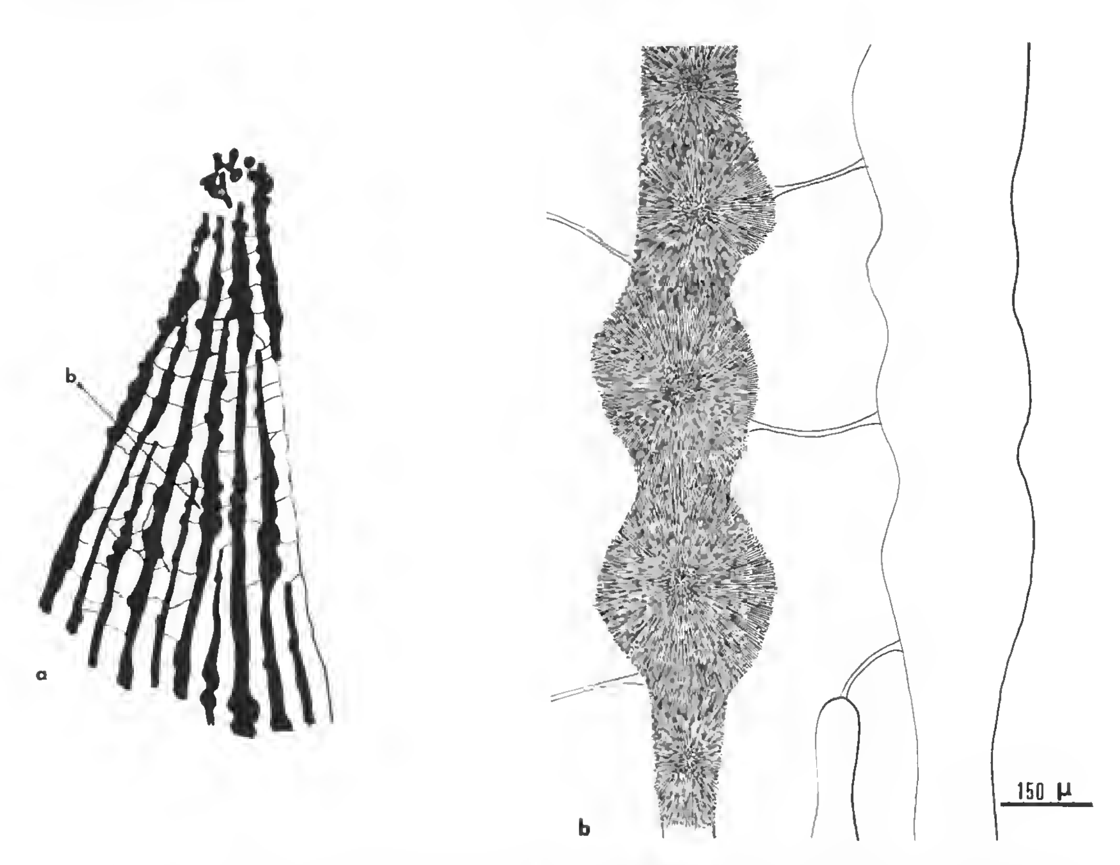


Fig. 5. — Miscrostructure septale de *M. badioticum* (Loretz).
Trabécules verticales, parfaitement centrées, produisant de façon synchrone des expansions latérales peu accentuées, ne formant pas de carène continue. Le passage du plan de coupe à travers ces rangées successives augmente seulement l'épaisseur apparente des cloisons.

Chez les formes à cloisons trabéculaires, on constate des états d'ornementation très divers. La plus nettement apparentée au type pennulaire est évidemment *Montlivaltia gracilis* (pl. I, 5). Encore ne s'agit-il là que d'une disposition mi-pennulaire, les expansions latérales étant régulièrement alternes le long d'une même trabéeule. Comme elles alternent également entre deux axes consécutifs d'une même cloison, on n'observe jamais la formation des ménianes qui pourraient résulter de leur conjonction.

Chez *Conophyllia granulosa*, la disposition des éléments latéraux est beaucoup plus proche de la symétrie typique (cf. fig. 3), leur émission se réalise également de façon relativement synchrone comme en témoigne la morphologie du bord distal des cloisons de l'holotype. Néanmoins, les granules latéraux ainsi formés ne présentent pas une morphologie pennulaire caractérisée, et demeurent toujours distincts entre deux trabécules voisines. C'est également le cas chez *Myriophyllum badioticum* où le développement encore plus faible d esexpansions latérales (les granules sont généralement dépourvus d'axe propre) rend l'ornementation encore plus éloignée de la disposition pennulaire.

Position de ces genres dans les classifications récemment proposées

En limitant la comparaison aux deux plus récents systèmes (VAUGHAN et WELLS, 1943, repris par WELLS *in* MOORE, 1956, part F ; J. ALLOITEAU, 1952, *in* PIVETEAU, t. 1), on constate que les espèces étudiées ci-dessus (réunies dans les deux genres *Craspedophyllia* et *Conophyllia* seulement) sont groupées dans une seule famille.

Pour VAUGHAN et WELLS, ces genres prennent place dans la famille des Procyclolitidae, avec huit autres termes génériques : *Triadophyllum* Weissermel, 1925, *Gigantostylis* Frech, 1890, *Margarophyllia* Volz, 1896, *Margarosmilia* Volz, 1896, *Procyclolites* Frech, 1890, *Thecoseris* Fromentel et Ferry, 1869, *Tricycloseris* Tomes, 1878, et *Phylloseris* Tommes, 1882.

Pour J. ALLOITEAU, c'est le genre *Conophyllia* qui est choisi comme type de cette famille, dont la composition est, selon lui, exactement identique, à l'exclusion de *Procyclolites* et des trois derniers termes.

On constate donc que, dans ce groupement communément admis jusqu'ici, indépendamment du choix du genre-type, l'opposition microstructurale mise en évidence ci-dessus n'apparaît pas.

Le caractère complètement hétérogène de cette réunion de termes génériques s'avère encore plus net si l'on ajoute aux observations portant sur *Conophyllia* et *Craspedophyllia* celles qui figurent dans une précédente étude (CUIF, 1974), relatives aux genres *Margarophyllia* et *Margarosmilia*. Les caractéristiques de leur microstructure septale sont, en effet, complètement différentes de celles qui ont été relevées sur les quatre espèces étudiées ici.

Enfin, l'adjonction du genre *Gigantostylis* à cet ensemble accentue encore sa disparité. En effet, *Gigantostylis epigonus*, forme du Rhétien de Fischerwiese (Autriche, couche de Zlambach), est presque totalement dépourvu d'appareil septal ; sa muraille est une stéréozone excessivement forte, en complète opposition avec les murailles parathécales relevées jusqu'ici, et l'organe axial en stéréozone tabulaire est également très différent des columelles mono- ou polycentriques observées chez *Conophyllia* et *Craspedophyllia* (CUIF, 1964).

Il apparaît donc que les termes génériques ainsi réunis forment un groupe très composite. Ils n'ont en commun aucun élément susceptible de fournir la base d'une classification commode, et leur réunion en un seul terme ne peut guère, non plus, représenter leurs rapports phylétiques. L'adjonction du genre *Procyclolites*, en ce qui concerne les formes triasiques, ne peut être susceptible de lui donner une unité suffisante pour qu'il puisse être conservé (cf. également ci-dessous, p. 85).

Ayant ainsi établi les caractères différentiels observables sur les espèces-types des genres *Conophyllia*, *Omphalophyllia*, *Craspedophyllia* et *Myriophyllia*, la description des principaux termes spécifiques qui les composent va permettre de déterminer l'homogénéité de chacun d'eux.

DESCRIPTION DES PRINCIPALES ESPÈCES ATTRIBUÉES AUX GENRES *Conophyllia*, *Omphalophyllia*, *Craspedophyllia* et *Myriophyllia*

Les analyses présentées ci-dessous, tout comme celles qui se trouvaient incluses dans nos études précédentes (CUIF, 1973 ; 1974), ne prétendent nullement apporter une défini-

tion exhaustive des catégories taxinomiques inférieures. Il s'agit seulement, en l'occurrence, à partir des échantillons originaux et de spécimens correspondants provenant des mêmes gisements, d'établir quelle peut être l'étendue des variations structurales qu'il est possible d'observer à l'intérieur des termes génériques admis. Ces observations permettent donc de préciser si les genres ainsi examinés sont homogènes et, dans ce cas, quels éléments de variabilité pourraient intervenir dans la définition des termes de niveau spécifique.

Genres **CONOPHYLLIA** et **OMPHALOPHYLLIA**

Ces deux termes doivent évidemment être traités ensemble, puisque jusqu'ici seul le second a été employé. On peut, en outre, remarquer que, depuis Volz, aucun terme spécifique nouveau n'a été décrit ; ainsi Diener, 1921, ne peut-il réunir que les sept espèces déjà placées dans ce genre par Volz. Parmi celles-ci, quatre édifieraient des polypiers solitaires, les trois autres étant dendroïdes. On peut évidemment s'interroger a priori sur la possibilité de désigner ces espèces par le même terme générique. Cependant, de même que cette question s'est déjà présentée à propos des rapports des genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia*, on doit noter qu'on observe nettement ici un passage apparemment continu entre des formes demeurant parfaitement solitaires, d'autres présentant un plateau calicinal polycentrique mais restant morphologiquement simples, et d'autres enfin où la séparation des calices atteint son achèvement et constitue ainsi des colonies dendroïdes. En l'état actuel des données, la valeur systématique de ce phénomène de multiplication végétative plus ou moins accentuée n'est pas clairement déterminable, de telle sorte que nous examinerons successivement les principales espèces proposées par Laube et Volz, indépendamment de leur aspect morphologique.

La plus importante d'entre elles est *Omphalophyllia boletiformis* (Münster), érigée par erreur en type du genre par Diener (1921), contrairement à la spécification de Laube (cf. p. 48).

Omphalophyllia boletiformis (Münster)

Espèce-type : *Montlivaltia boletiformis* Münster, 1841, pl. II, fig. 9 ab.
Spécimens originaux de Münster : Bayerische Staatsammlung de Munich, n^os^ As VII 297-298.

Des deux spécimens originaux de Münster, seul le n° AS VII 298 a été figuré par l'auteur. Il s'agit de deux petits polypiers accolés, de 12 mm de diamètre maximal (pl. V, 1). L'examen des faces latérales de leurs éléments radiaires montre qu'elles sont pourvues de carènes latérales relativement longues (ménianes) : celles-ci peuvent en effet couvrir de façon ininterrompue le quart ou le tiers du rayon calicinal.

Par ailleurs, relativement minces, à bordures distales faiblement convexes, les cloisons sont édifiées par des trabécules parfaitement centrées et jointives. La figure 6 montre également que les ménianes qui caractérisent les faces latérales résultent de la conjonction d'axes courts latéraux émis de façon synchrone dans l'espace interseptal : à ces niveaux, l'épaisseur des cloisons est évidemment très augmentée. Le caractère synchrone de cette

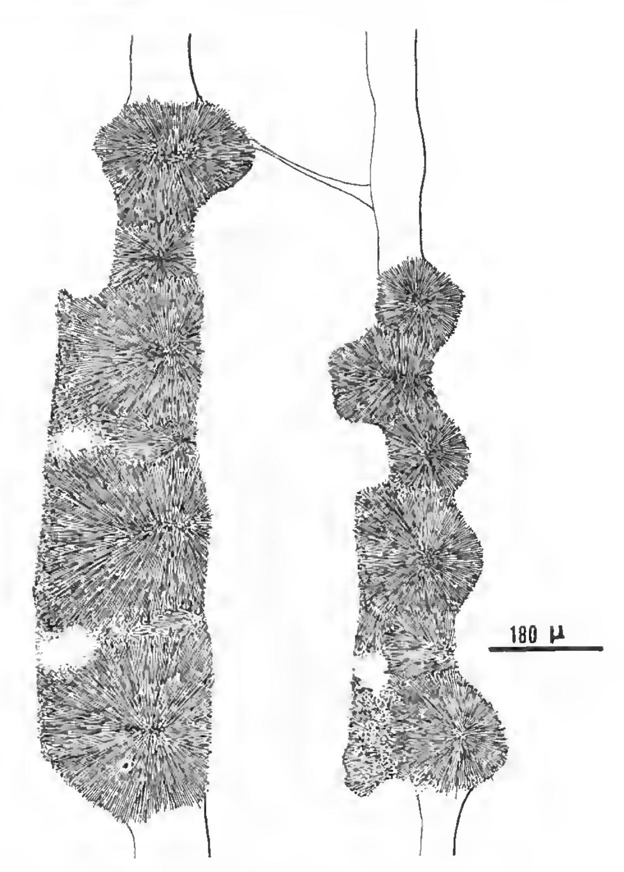


Fig. 6. — Microstructure septale d'*O. boletiformis* : trabécules parfaitement centrées. Ménianes plus ou moins régulières par conjonction des expansions latérales.

production des axes latéraux représente donc une différence nette par rapport à l'espèce-type. Par contre, l'alternance très régulière des directions d'inclinaison des axes latéraux de part et d'autre des axes trabéculaires est tout à fait conforme à ce qui est observé chez *Omphalophyllia gracilis*.

Les autres éléments structuraux ne présentent pas de caractéristiques différentielles notables : la très forte columelle styliforme, l'endothèque et la muraille parathécale sont conformes aux éléments correspondants d'*O. gracilis*.

Normalement solitaire, ce polypier peut cependant présenter les indices d'une possibilité de gemmation. Ainsi, chez le spécimen représenté sur la planche V, 2, l'isolement d'un calice secondaire de taille relativement faible se réalise par constriction progressive d'une région périphérique de la surface calicinale.

Descriptions de Laube *et de* Volz

L'examen des figurations présentées par Laube (pl. III, fig. 6) suggère que les diffé-

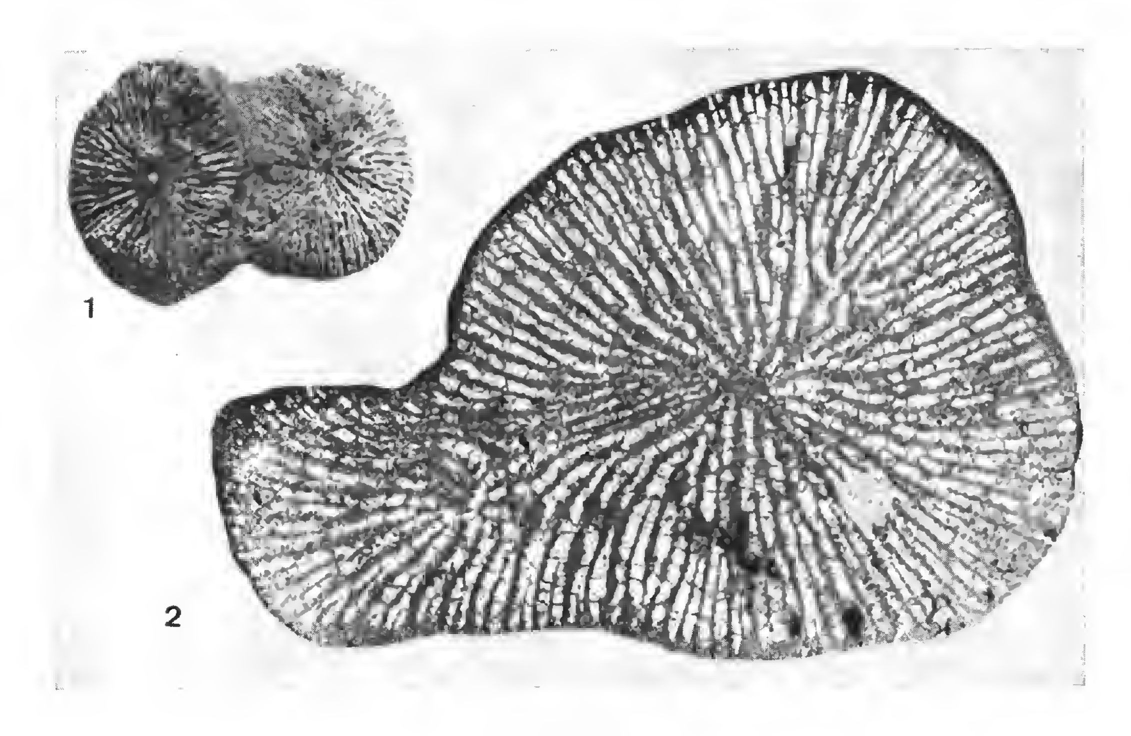


PLANCHE V

Omphalophyllia boletiformis (Münster).
1. — Original figuré de MÜNSTER, pl. II, fig. 9 (As. VII 298 B.S. Munich).
2. — Coupe transversale. (Cf. microstructure septale figure 6.)

rences décelables entre sa description d'*Omphalophyllia boletiformis* et les caractéristiques qui viennent d'être relevées sur le spécimen de MÜNSTER ont pour cause une hétérogénéité de l'échantillonnage originel. En effet, LAUBE signale comme principal élément différentiel une ornementation septale granulaire qui ne correspond pas exactement, comme on vient de le voir, à celle qu'il est possible d'observer sur le spécimen figuré par MÜNSTER.

Cette éventualité trouve un argument supplémentaire dans le travail de VOLZ qui présente comme « original de Münster » un petit polypier isolé, à cloisons fortement granulaires (et d'ailleurs différent de celui figuré par LAUBE). Cette évolution du terme spécifique, *Omphalophyllia boletiformis*, s'avère évidemment plus importante d'un point de vue historique dans la mesure où DIENER érige cette espèce en type du genre, et où les études ultérieurement publiées montrent que c'est cette conception qui a prévalu. Par exemple, les figurations présentées par SCHINDEWOLF sont tout à fait caractéristiques à cet égard : ses planches 34, figure 6, et 37, figure 7, réunissent en effet une série de sections sériées, réalisées dans des spécimens à cloisons granulaires très bien caractérisées.

L'importance de cette évolution sémantique d'*Omphalophyllia boletiformis* est encore accrue par le fait que le spécimen présentant ce type d'ornementation possède une caractéristique morphologique très apparente, consistant en une disposition des éléments radiaires

en série décroissante (disposition qui n'est pas apparente sur le spécimen de MÜNSTER). Cette disposition constituant un point fort du raisonnement de SCHINDEWOLF sur le passage progressif de la symétrie tétramérale à la symétrie hexamérale des Madréporaires post-paléozoïques, il est évidemment nécessaire que les spécimens en question soient désignés de façon aussi précise que possible.

Comme ce type microstructural peut également être décelé chez d'autres espèces actuellement classées dans le genre *Omphalophyllia* (cf. p. 71, *O. radiciformis*), leur désignation par un terme générique particulier est proposée plus loin (cf. p. 72).

Omphalophyllia zitteli Volz, 1896
(P. 71, pl. VIII, fig. 9-15)

Cette espèce, particulièrement bien représentée à Seelandalp, édifie de petites colonies dendroïdes de 4 à 6 mm de diamètre, dont les polypiérites sont caractérisés par la possession d'une face calicinale extrêmement bombée, presque hémisphérique (pl. VI, 1). Cet aspect du polypier n'est pourtant que rarement observable car les régions distales des cloisons, extrêmement minces, sont presque complètement érodées.

L'observation des faces latérales permet de reconnaître très nettement l'appartenance de cette forme au genre *Omphalophyllia* tel qu'il se définit à partir d'*O. gracilis* (cf. p. 49). On remarque, en effet, que les éléments radiaires (cf. pl. VI, 3) portent une ornementation pennulaire extrêmement bien caractérisée, beaucoup plus même que chez l'espèce-type du genre. Les pennules sont très fortes et on peut constater en outre d'assez nombreux cas d'associations latérales de pennules qui, situées plus ou moins exactement au même niveau d'un même côté de la cloison, édifient des structures déjà très proches des ménianes de GILL.

Les coupes transversales montrent des cloisons très nombreuses et minces, sur lesquelles les sections des pennules produisent de très fortes nodosités (pl. VI, 2). La « densité septale » des éléments radiaires atteint 13-14 cloisons par millimètre de diamètre, valeur élevée qui avait déjà attiré l'attention de VOLZ.

La microstructure trabéculaire des cloisons est très apparente, de même que l'aplatissement des trabécules en direction radiaire (fig. 7), disposition qui explique évidemment

---

PLANCHE VI

1-4. — *Omphalophyllia zitteli* Volz : 1, morphologie de la bordure distale des éléments radiaires ; bords distaux très fortement bombés, pratiquement hémisphériques ; l'ornementation pennulaire est très nettement visible (40 ×) ; 2, coupe transversale ; l'ornementation latérale est beaucoup plus apparente à la périphérie, car les pennules y sont coupées transversalement (25 ×) ; 3, ornementation pennulaire : pennules très longues, irrégulièrement conjuguées (85 ×) ; 4, dissociation des extrémités trabéculaires au bord distal (probablement en rapport avec l'aplatissement des trabécules en direction radiaire). Noter également l'inflexion vers le haut de la bordure distale des pennules (115 ×).

5-6. — *Omphalophyllia radiciformis* (Klipstein) : 5, face calicinale : ornementation latérale et forte columelle ; noter également, dans certains quadrants, l'anastomose des bordures internes des cloisons (10 ×) ; 6, ornementation latérale et microstructure : granules isolés, légèrement aplatis mais jamais conjugués ; structure trabéculaire parfaite (100 ×).

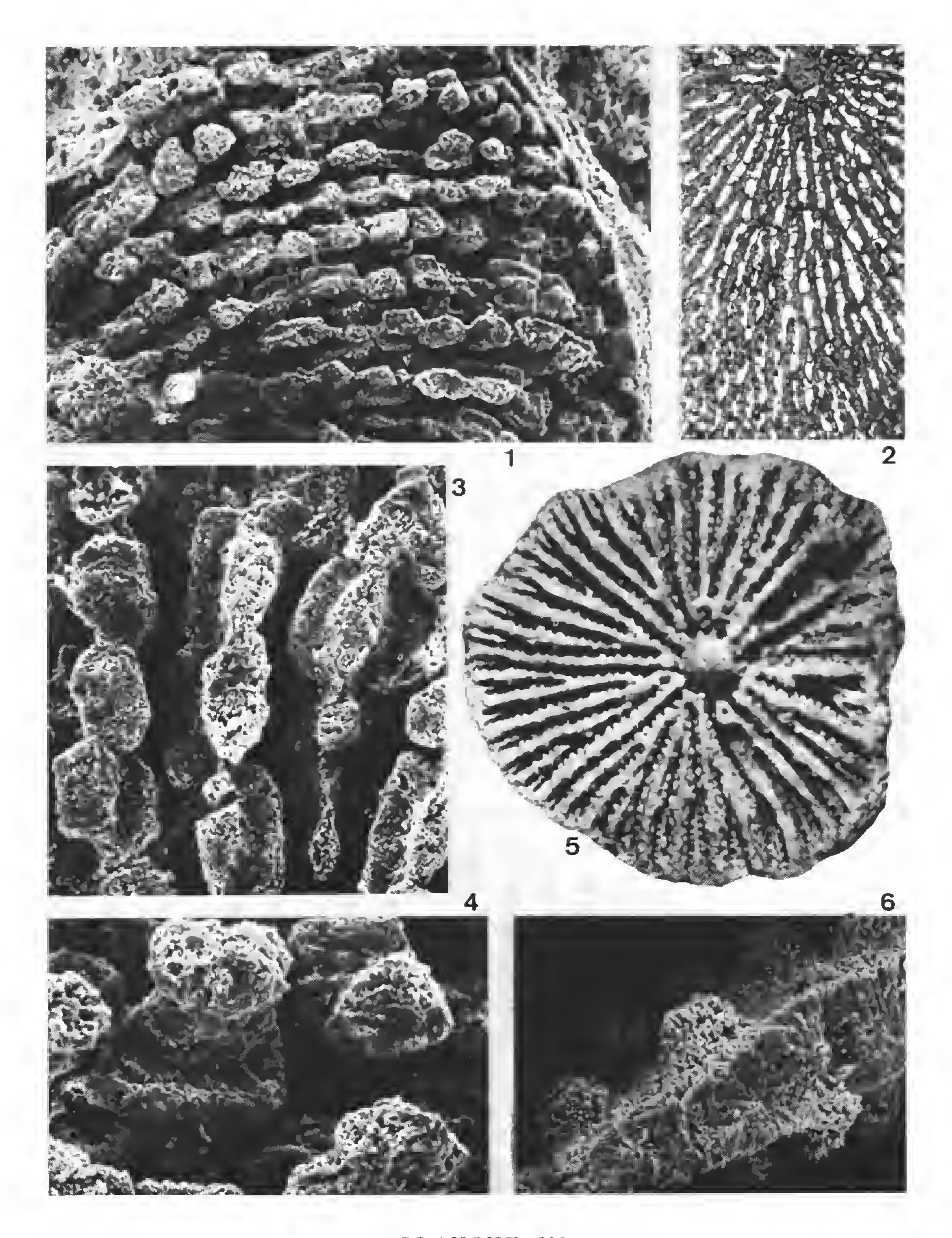


PLANCHE VI

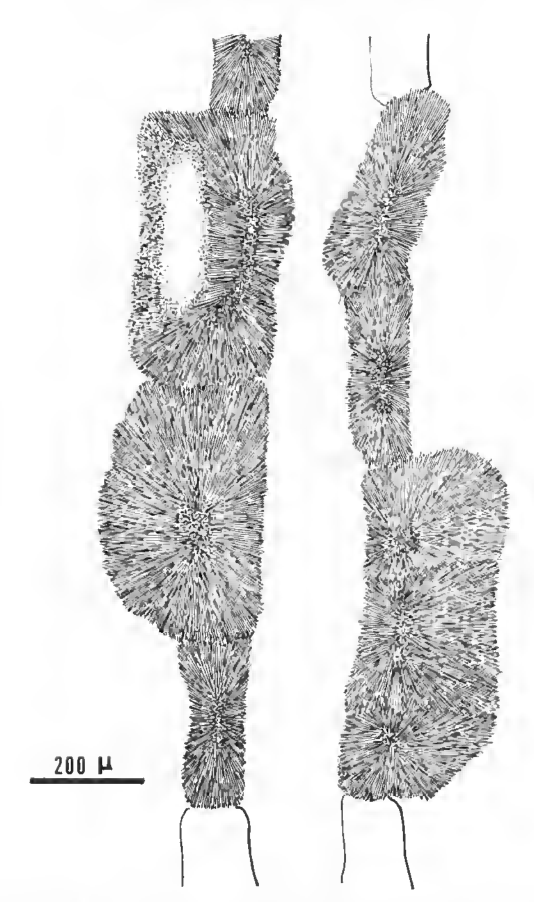


Fig. 7. — *Omphalophyllia zitteli.* Microstructure septale. Trabécules très aplaties radiairement. Pennules très longues (100 ×). Noter l'aspect des pennules lorsque le plan de coupe atteint leur bordure distale.

la grande minceur des cloisons mais également la plus grande importance relative des pennules.

Les trabécules sont disposées en système très dissymétrique vers l'extérieur, structure corrélative de la forme quasi hémisphérique du plateau calicinal, et de l'arrangement en rangées courbes des structures pennulaires.

Les autres éléments structuraux (forte columelle styliforme, endothèque dissépimentaire et muraille épithécale) sont tout à fait conformes aux structures correspondantes, telles qu'elles existent chez l'espèce-type du genre.

Si on estime, en tenant compte des observations (cf. p. 68) sur l'aspect dendroïde de ces polypiers (caractère auquel on attribue d'ordinaire une valeur générique), que l'on doit comparer *O. gracilis* avec les polypiérites décrits ci-dessus, on remarque alors que les éléments différentiels essentiels consistent en :

— une dissymétrie accentuée dans la croissance des cloisons ; chez *O. zitteli*, la plus grande part des éléments radiaires est de nature costale ;

— une plus nette individualisation chez cette espèce des structures pennulaires, en rapport avec l'aplatissement radiaire des trabécules.

Cette comparaison confirme donc la valeur du terme spécifique isolé par VOLZ. L'étude d'*Omphalophyllia zitteli*, en renouvelant la corrélation entre microstructure septale et ornementation pennulaire selon les modalités mises en évidence chez *O. gracilis*, confirme la valeur générique de ce type structural. *Ce faisant, elle accentue la nécessité d'une séparation formelle des spécimens à ornementation granulaire que les anciens auteurs avaient également réunis dans ce genre.*

Omphalophyllia radiciformis (Klipstein)

Cyathophyllum radiciforme Klipstein, 1843 : 290, pl. XX, fig. 4.
? *Cyathophyllum radiciforme* Münster, 1839 : 38, pl. II, fig. 23.
Omphalophyllia radiciformis in VOLZ : 69, pl. VIII, fig. 27-33.

Ce terme spécifique réunit de petits polypiers solitaires ou peu ramifiés, de forme générale cératoïde, et dont l'appartenance au groupe d'espèces étudiées jusqu'ici apparaît au premier abord par la présence d'une columelle styliforme très forte ainsi que de cloisons à ornementation granulaire très apparente (pl. VI, 5-6).

Microstructure septale

Comme dans tous les cas précédents, les cloisons sont fortes et parfaitement compactes. Elles sont formées de trabécules bien centrées et jointives sur tout leur cours. Ces trabécules, groupées en système légèrement divergent, émettent de façon alterne des axes latéraux.

Ces caractères placent donc cette forme dans le genre *Omphalophyllia* tel qu'il est défini d'après l'original d'*O. gracilis*.

Les éléments différentiels d'*O. radiciformis* par rapport aux autres *Omphalophyllia* étudiés jusqu'ici portent sur « la densité septale », les éléments radiaires étant ici beaucoup plus espacés que chez l'espèce-type du genre. On ne compte en effet (pl. VI, 5) qu'environ 80 cloisons (y compris celles de dernier ordre) pour une section de 9 mm de diamètre maximal, ce qui est beaucoup moins que chez *O. gracilis* et *O. zitteli*.

En outre, l'ornementation latérale des cloisons, tout en étant conforme du point de vue général à celle des deux espèces précédentes, s'avère beaucoup moins typiquement « pennulaire ». Les sclérodermites latéraux toujours distincts entre eux, parfois plus élevés que larges, n'ont que rarement la forme aplatie et incurvée vers le haut caractéristique des pennules typiques (pl. VI, 6).

Cette observation pourrait s'avérer particulièrement importante dans la mesure où, chez ce type, les autres éléments structuraux manifestent une bonne correspondance avec ceux des formes telles que *O. gracilis* ou *O. zitteli*, chez lesquelles l'ornementation pennulaire est nettement caractérisée. La présence, l'absence, ou la plus ou moins grande différenciation de pennules ne semblent donc pas suffire à éloigner radicalement, dans la classification, des formes dont les autres caractères (et tout particulièrement la microstructure septale) sont très comparables.

Définition du genre *Rhopalophyllia* nov. gen.

Espèce-type *R. granulata* n. sp.

L'étude d'un des termes spécifiques du genre *Omphalophyllia* (*O. boletiformis*) a montré que les auteurs avaient progressivement ajouté aux spécimens de MÜNSTER (dont l'échantillonnage originel n'était peut-être pas lui-même homogène) des formes dont l'ornementation septale à rangées granulaires s'avère fort différente des pennules bien dessinées que possèdent les *Omphalophyllia* typiques. Ce type structural non individualisé par les anciens auteurs est particulièrement bien représenté dans la faune de Seelandalp, et c'est à partir de matériel issu de ce gisement que sont réalisées les observations microstructurales qui suivent.

La principale caractéristique morphologique de ces polypiers est relative à la disposition de l'appareil septal : la disposition des cloisons en séries décroissantes (cf. SCHINDEWOLF, 1942) s'y manifeste en effet avec une particulière netteté (pl. VII, 1).

De forme assez régulièrement cylindrique, ces polypiers présentent une face calicinale peu déprimée, la bordure périphérique étant toujours la plus élevée. Autre caractéristique morphologique importante : la présence d'une muraille très forte, presque toujours préservée, qui contraste ainsi avec l'épithèque plutôt fragile d'*O. gracilis*. Le seul élément très apparent de similitude du point de vue morphologique est la présence chez ces deux formes d'une très forte columelle styliforme.

Les cloisons majeures sont droites, fortes et parfaitement compactes. Elles atteignent l'axe columellaire et, même à un grossissement relativement faible, leur ornementation en rangées parallèles de granules arrondis est parfaitement visible. A l'intérieur des quadrants que délimitent les éléments radiaires majeurs, on peut observer que les cloisons secondaires, dont les caractéristiques microstructurales sont identiques, s'incurvent légèrement à leur extrémité interne, s'appuyant les unes sur les autres par leurs bords en fonction de leur taille.

PLANCHE VII

Rhopalophyllia granulata (*Omphalophyllia boletiformis* ex. part.).

1. — Morphologie calicinale. Aspect très caractéristique de la morphologie calicinale : anastomose très marquée des cloisons à l'intérieur des quadrants délimités par les septes majeurs (comparer avec les figures fournies par SCHINDEWOLF). Noter la différence évidente avec le spécimen-type d'*Omphalophyllia boletiformis* (Münster) (pl. V, 1) (6 ×).
2. — Face latérale (ornementation) et disposition des trabécules. Rangées de granules faiblement infléchies axialement, en correspondance exacte avec l'inclinaison des trabécules (30 ×).
3. — Ornementation des cloisons en vue orale. Rangées de granules arrondis (sans aucun aplatissement de type pennulaire) dont la moitié distale demeure bien distincte (100 ×).
4. — Structure d'un des granules latéraux (détail de la photo 2). La dissolution a fortement agrandi l'axe du sclérodermite latéral. Sa disposition parfaitement perpendiculaire au plan septal est néanmoins visible (500 ×).
5. — Deux rangées successives de granules. Leur mise en place se fait de façon parfaitement symétrique. Entre les rangées, les cloisons sont beaucoup plus minces (200 ×).
6. — Section transversale du spécimen 1 ; l'ornementation latérale des cloisons est bien observable (cf. également la figure 8) (10 ×).

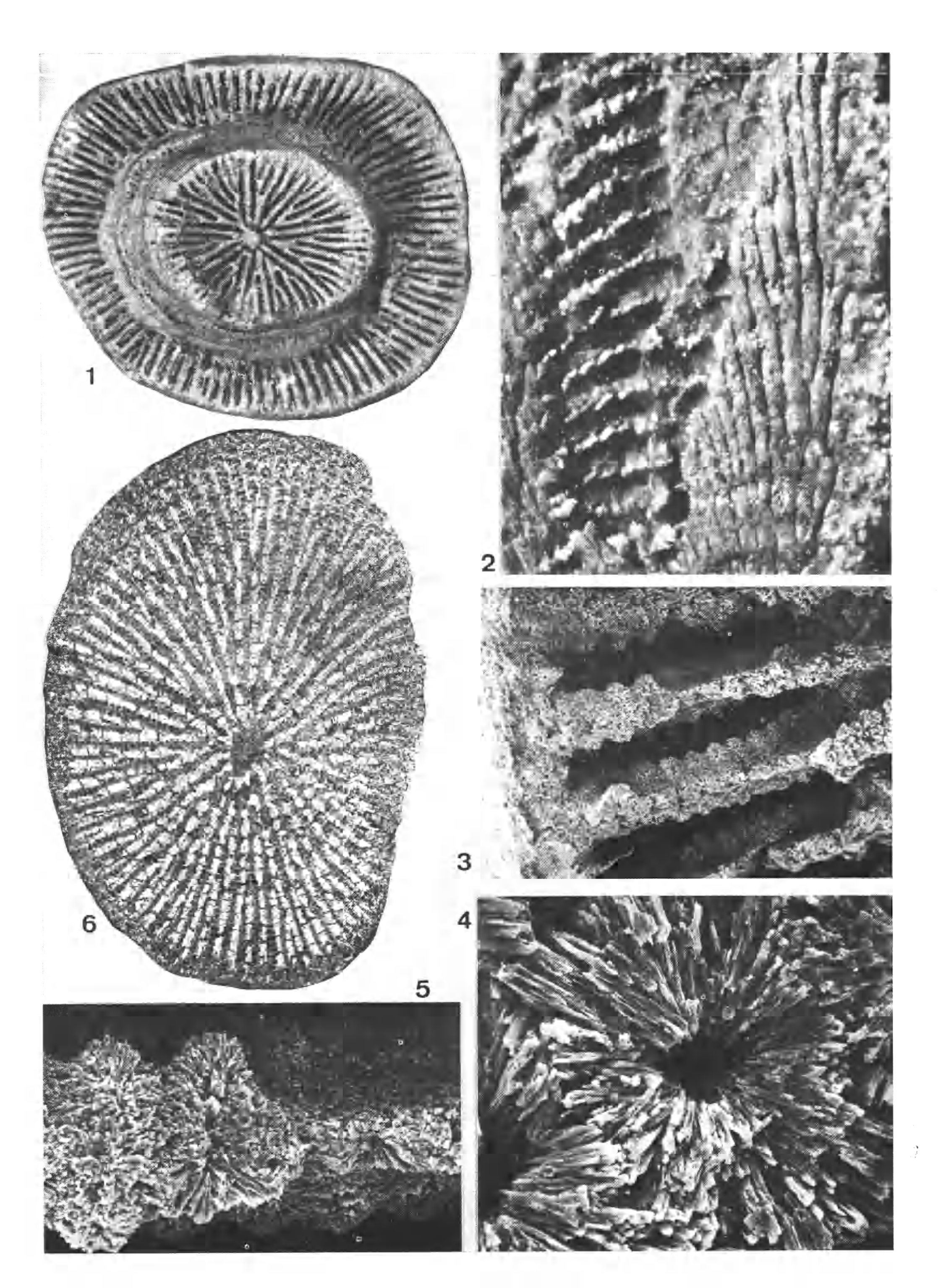


PLANCHE VII

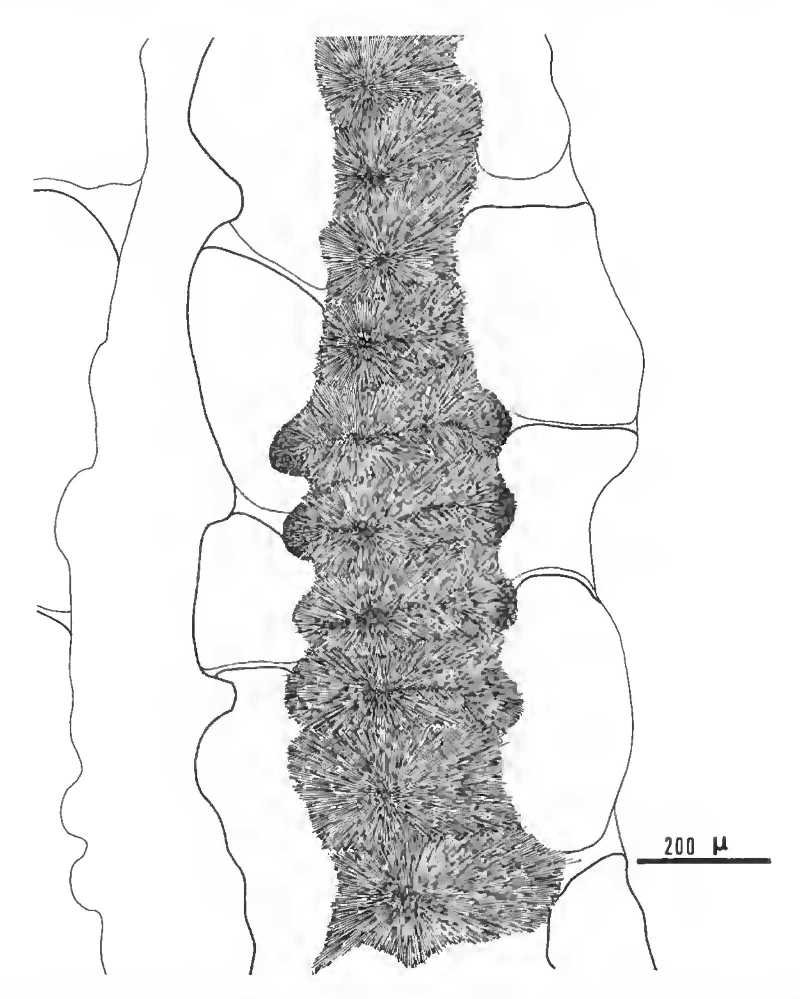


Fig. 8. — Microstructure septale de *Rhopalophyllia granulata*. Structure trabéculaire parfaite. Production des granules latéraux en rangées parfaitement symétriques de part et d'autre de la cloison.

Microstructure septale

Les éléments radiaires sont édifiés par des trabécules parfaitement centrées et jointives, de fort diamètre (cf. fig. 8).

Ces trabécules sont verticales à la périphérie des cloisons (cf. pl. VII, 2) et le demeurent sur presque toute la largeur des éléments radiaires : leur inflexion en direction axiale au fur et à mesure de leur croissance est en effet très lente, ce qui explique la morphologie relativement horizontale des bordures distales des cloisons.

Autre caractère très important relatif à la microstructure septale : les axes trabéculaires produisent les granules latéraux de façon parfaitement symétrique de part et d'autre du plan médio-septal. Conjuguée au caractère synchrone de la production des axes latéraux

entre toutes les trabécules d'un même septe, cette disposition des rangées granulaires donne un caractère de régularité très accusé à l'ornementation latérale des cloisons de cette espèce.

Affinités de ce type structural

Ce type de croissance trabéculaire, caractérisé par l'émission simultanée des axes latéraux, représente donc un critère différentiel important entre cette espèce et les types précédemment examinés, chez lesquels l'ornementation latérale était toujours produite sur le mode alterne.

Autre différence notable, la morphologie des granules résultant de l'émission de ces axes latéraux ne révèle aucun indice susceptible de les rapprocher des structures pennulaires qui caractérisaient les espèces précédentes. Ici les granules demeurent parfaitement hémisphériques.

La persistance de l'individualité des granules ornementaux est d'autant plus remarquable que leur groupement en rangées horizontales parfaitement régulières semble de nature à favoriser une fusion de ces sclérodermites voisins, pour réaliser des méniaues identiques à celles que portaient les faces latérales des *Cruspedophyllia* par exemple. L'examen de plusieurs dizaines de faces latérales montre nettement qu'il n'en est rien : chez *Rhopalophyllia granulata,* les moitiés distales des sclérodermites latéraux demeurent toujours distinctes.

Proposition taxinomique

Ces caractères constituent donc une nette définition microstructurale du terme générique *Rhopalophyllia,* qui vient donc s'ajouter à ceux qui ont été révisés au début de ce chapitre, et étaient fondés sur des espèces issues des travaux anciens. Ici, l'individualisation d'un terme spécifique propre est nécessaire. Il est proposé de nommer ce nouveau type structural *Rhopalophyllia granulata,* en raison des particularités très accusées de son ornementation latérale.

Valeur et limites du genre *Omphalophyllia*

L'examen des principaux termes spécifiques rangés par les auteurs dans le genre *Omphalophyllia* montre que ce terme était hétérogène quant aux caractères structuraux principaux, ce qui a conduit à l'isolement du genre *Rhopalophyllia* n. g. En outre, dans le groupe des formes qui peuvent y demeurer en fonction des critères définis sur l'espèce-type, on peut observer la présence de différences importantes entre les trois espèces étudiées. Ainsi, dans une structure septale fondamentalement en système divergent, la plus ou moins grande importance relative de la région costale est illustrée par la comparaison de formes telles que *O. zitteli,* qui est presque dépourvue de région septale proprement dite, et *O. gracilis* chez laquelle les deux parties du système divergent sont pratiquement équivalentes.

En ce qui concerne les structures pennulaires proprement dites, on observe également un degré de variation très élevé. Typiquement alternes sur une même trabécule, et indépen-

dantes d'une trabécule à l'autre (*O. gracilis*), les pennules peuvent néanmoins prendre dans certains cas une disposition coordonnée bien apparente (*O. boletiformis* s.s.).

Au total donc, même après la séparation du genre *Rhopalophyllia*, *Omphalophyllia* demeure un terme dont la définition est encore relativement extensive. On peut déjà suggérer que l'accroissement progressif des données résultant de l'apparition de matériel nouveau conduira à en envisager la subdivision, probablement sur la base de la structure septale qui représente, comme on l'a vu, le principal élément de variation.

Autres espèces du genre **MYRIOPHYLLUM**

Myriophyllum munsteri (Volz)

Myriophyllia munsteri Volz, 1896 : 77, pl. IX, fig. 25-27.

Comme l'espèce-type du genre (*M. badiotica*), ce terme réunit des formes morphologiquement solitaires, mais chez lesquelles le processus de division se manifeste néanmoins par l'existence d'un plateau calicinal polycentrique (cf. pl. IV, 2). Celui-ci, presque parfaitement plat, est seulement creusé de fossettes axiales subcylindriques et profondes au niveau des centres calicinaux. Les bordures périphériques des cloisons sont brusquement infléchies, l'épithèque parvenant jusqu'à la hauteur de la surface calicifère.

Cette morphologie très particulière de la face orale résulte d'une microstructure septale dans laquelle les trabécules, parfaitement centrées et jointives, sont tout à fait verticales. Elles ne s'infléchissent que très faiblement axialement pour former les éléments de la columelle spongieuse caractéristique du genre.

Les cloisons sont relativement denses et épaisses. Lorsque le schéma polycentrique est bien réalisé, leur arrangement prend un aspect labyrinthique qui distingue cette espèce au premier abord. En outre, VOLZ signale que les cloisons d'ordre inférieur s'appuient par leur bord interne sur les majeures entre lesquelles elles se trouvent. Cette disposition, tenue par VOLZ pour caractéristique de l'espèce, et qui a déjà été observée avec une bien plus grande netteté chez *Margarosmilia septanectens* (cf. CUIF, 1974), ne présente nullement la constance qui lui vaudrait d'être un critère spécifique.

Correspondant à la disposition parfaitement verticale des trabécules, la bordure distale des cloisons présente une série monolinéaire de dents coniques aiguës, très régulièrement espacées.

Ornementation septale

Les trabécules émettent dans l'espace interseptal des axes latéraux courts donnant naissance à des granulations coniques relativement aiguës, beaucoup plus accentuées que celles qui étaient observables dans l'espèce-type du genre. Individuellement, ces granules ne présentent nullement la morphologie caractéristique des pennules telle qu'elle a pu être mise en évidence chez les *Omphalophyllia*. En outre, sur une cloison donnée les axes courts sont produits en rangées relativement régulières, mais cette particularité ne conduit pas, elle non plus, à la réalisation d'une structure de type méniane, telle qu'elle se présente chez *Rhopalophyllia*. Chez *M. munsteri*, les granules latéraux sont coniques et demeurent indé-

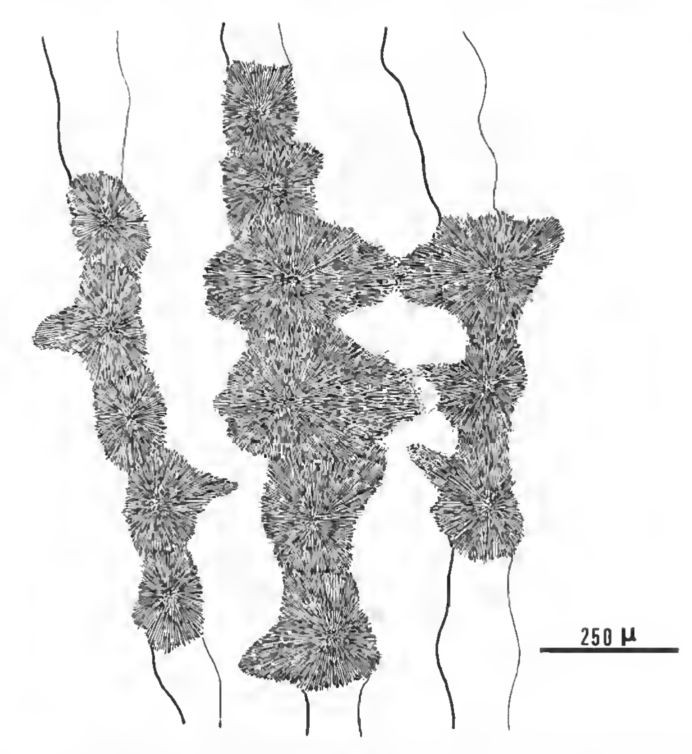


Fig. 9. — *Myriophyllum munsteri* (Volz). Microstructure trabéculaire parfaite. Trabécules verticales produisant des granules aigus, fréquemment en contact dans l'espace interseptal.

pendants les uns des autres sur une même face septale, comme on l'a déjà observé chez l'espèce-type du genre. Par contre, et ceci constitue une différence également importante avec les formes typiquement pennulaires, le contact entre les granules de faces septales opposées est extrêmement fréquent, conduisant ainsi à la formation de nombreux synapticules.

Les autres éléments structuraux ne présentent pas de caractère différentiel notable. La structure axiale formée par la confluence des extrémités distales des trabécules, l'endothèque exclusivement dissépimentaire et la muraille épithécale s'avèrent semblables aux structures correspondantes chez l'espèce-type du genre.

En conclusion, malgré le rapprochement (préconisé par Volz) de *Myriophyllia* et d'*Omphalophyllia*, l'étude de cette espèce confirme les observations issues de l'examen de *M. badiotica* quant à l'absence chez ce genre de structure pennulaire bien différenciée : l'ornementation y demeure toujours de type granulaire très net.

La disposition de ces granules en rangées subhorizontales représente peut-être l'ébauche d'une structure de type méniane, mais l'absence de contact entre les éléments d'une même rangée ne permet pas la réalisation d'une structure continue qui seule pourrait porter ce nom.

Ces caractères structuraux s'opposent donc tout à fait à la synonymie du genre *Myriophyllia* Volz avec *Procyclolites* Frech, 1890, proposée par Vaughan et Wells (1943 : 116). Ce genre est, en effet, caractérisé par l'existence de ménianes continues dont le fort développement avait déjà attiré l'attention des anciens auteurs (cf. p. 86).

Myriophyllum dichotomum (Klipstein)

Montlivaltia dichotoma Klipstein, 1843 : 289, pl. XIX, fig. 22.
Myriophyllia dichotoma (Klipstein) in Volz, 1896 : 78, pl. IX, fig. 16-24.

Bien caractérisée par sa morphologie dendroïde, cette espèce présente une ornementation septale qui l'écarte, plus nettement encore que les deux précédentes, des formes pennulaires et a fortiori du genre *Procyclolites* dans lequel la systématique actuelle la range.

En effet, les trabécules parfaitement centrées qui constituent les éléments radiaires produisent latéralement des granulations extrêmement fortes, coniques et très élevées, dont la disposition ne révèle aucun indice de coordination.

On constate également l'existence de synapticules formés de granules opposés par leurs apex, mais ces derniers semblent moins fréquents que ceux qui résultent de l'hypertrophie d'un seul.

Un autre point différentiel notable est relatif à la structure même des cloisons, dans lesquelles le système divergent est nettement plus accentué que chez les deux espèces précédentes. L'inflexion progressive des régions distales des trabécules donne aux sections transversales des éléments radiaires un aspect régulièrement atténué que ne présentaient pas *M. badiotica* ni *M. dichotoma*.

Le processus de division des calices, qui n'était qu'ébauche chez *M. badiotica* et *M. munsteri* atteint ici son achèvement. La séparation se réalise par constriction progressive autour de deux centres issus d'une bifurcation de l'organe axial initial.

Aucun des trois termes spécifiques rapportés au genre *Myriophyllum* ne présente de structure pennulaire. La synonymie de *Myriophyllia* Volz avec *Procyclolites* Frech, telle qu'elle est proposée par Vaughan et Wells, doit donc être abandonnée. Par contre, une telle structure septale est beaucoup plus conforme à celle qui a été décrite à propos de *Montlivaltia septanectens*. La structure trabéculaire parfaite en système divergent très dissymétrique, les forts granules coniques formant de nombreux synapticules, les contacts entre les bords internes des septes mineurs sur les faces latérales des cloisons principales représentent des éléments de similitude non négligeables.

Autres termes spécifiques du genre **CRASPEDOPHYLLIA**

Le recensement présenté par Diener (1921 : 29) (et repris par Vaughan et Wells, 1943 : 116) établit que ce terme générique ne comporte toujours que les trois espèces réunies par Volz. Outre *C. alpina* (cf. ci-dessous), Volz distingue en effet *C. cristata* et *C. gracilis* par les caractères différentiels suivants :

— *C. cristata* : solitaire, diamètre jusqu'à 20 mm, plan médio-septal, « rarement ondulé ». Sur les faces latérales, les cloisons portent des carènes horizontales « qui ne sont pas lisses et continues comme chez *C. alpina*, mais présentent de petites échancrures assez profondes. »
— *C. gracilis* : de taille comparable à la précédente, cette forme présente une densité septale nettement plus forte : jusqu'à 14 cloisons par mm de diamètre. Les éléments radiaires portent des carènes horizontales « qui donnent aux sections un aspect très caractéristique. »

Valeur des critères taxinomiques préconisés par Volz

On constate donc que les critères actuels distinguant les trois termes composant le genre *Craspedophyllia* se résument à :
— la constitution générale de l'appareil septal, exprimée par la « densité septale » : critère d'ordre morphologique qui isole nettement *C. gracilis* ;
— la microstructure septale qui permet, selon Volz, de distinguer *C. alpina* de *C. cristata* par l'examen des crêtes latérales et l'aspect du plan médio-septal plus ou moins ondulé.

L'examen des originaux confirme nettement les particularités relatives à *C. gracilis* : le diamètre des spécimens, le nombre et l'aspect des cloisons contribuent à définir ce type structural de façon suffisante, au moins pour l'instant.

En ce qui concerne les deux autres termes, par contre, l'examen du spécimen présenté lors de la définition du genre (cf. p. 55) infirme complètement la validité des définitions de Volz. Ainsi peut-on observer (pl. III, 5) chez un spécimen à plan médio-septal fortement ondulé (qui est donc bien à cet égard caractéristique de *C. alpina* à laquelle il a été attribué), des bordures distales des ménianes présentant de façon très nette les « petites échancrures » considérées par Volz comme caractéristique de *C. cristata*. Qui plus est, sur ce même spécimen, on peut également observer des bordures lisses, rectilignes ou plus ou moins contournées.

La connaissance de la microstructure septale de ce genre permet d'abord de comprendre l'origine de ces indentations, mais explique également pourquoi elles n'ont pas la valeur caractéristique admise par Volz. En effet, c'est seulement la plus ou moins nette individualisation des têtes des sclérodermites constituant les ménianes qui peut conduire à leur donner une bordure lisse ou irrégulière. Une simple variation dans les modalités de croissance peut donc influencer largement ce caractère morphologique.

L'autre critère invoqué par Volz pour la distinction de *C. alpina* et de *C. cristata*, l'ondulation plus ou moins prononcée du plan médio-septal s'avère également susceptible de fortes variations au cours de l'ontogenèse d'un même spécimen, et donc tout à fait inapte à caractériser un phénomène de spéciation.

Seule demeure donc, comme critère de différenciation entre *C. alpina* et *C. cristata*, une légère différence de taille des calices. Compte tenu du faible écart des chiffres fournis à ce sujet (7 — 12 mm d'une part et 5— 16 d'autre part), il apparaît que l'éventuelle subdivision de l'ensemble formé par ces deux termes devra être reprise sur de nouvelles bases.

Les indications fournies ci-dessous à propos de ces trois termes spécifiques n'ont donc d'autre but que de confirmer leur attribution au terme générique *Craspedophyllia* tel qu'il est défini ci-dessus.

Craspedophyllia gracilis (Laube)

Omphalophyllia gracilis Laube pro parte, pl. III, fig. 5a.

Dans un groupe de spécimens identifiés par Laube sous le nom d'*Omphalophyllia gracilis*, Volz isole le polypier 5 a sur la base d'une ornementation septale formée de fortes carènes horizontales. Il s'agit d'un polypier à calice circulaire de 12-14 mm de diamètre, à face calicinale peu bombée. Il est conservé au Geologische Bundesanstalt de Vienne sous le nº 4404. La présence d'une columelle styliforme très volumineuse explique le classement de cette forme par Laube dans le genre *Omphalophyllia*. Les cloisons minces, rectilignes et entièrement compactes sont relativement denses : sur les sections de diamètre maximal on en compte 190-210, soit une densité de 9 à 10, chiffre qui demeure inférieur aux indications de Volz mais est en accord avec ses figurations et l'observation de l'original.

Les faces latérales des cloisons portent des ménianes extrêmement bien caractérisées qui font, en effet, apparaître sur les sections transversales toutes les figures typiques de ce mode d'ornementation (d'où leur valeur caractéristique selon Volz). Sur une même cloison elles peuvent être alternes régulièrement ou passer à une opposition presque totale, laissant toujours subsister cependant un léger décalage vertical entre ménianes d'une même paire.

Par l'absence de trabécules centrées, la microstructure septale de cette forme appartient incontestablement au même groupe que *C. alpina*. Les cloisons sont formées de faisceaux fibreux dont les apex sont insérés sur un plan médio-septal plus ou moins rectiligne. Tout au plus peut-on suggérer que la très nette différenciation des faisceaux fibreux observables chez *C. gracilis* pourrait représenter un caractère distinctif d'avec les deux autres termes spécifiques.

On observe, en outre, que l'orientation de ces faisceaux fibreux subit une inflexion progressive de la bordure périphérique à la bordure interne. Les axes des faisceaux, insérés perpendiculairement au plan médio-septal dans la région périphérique des cloisons, sont de plus en plus obliques par rapport à lui à mesure qu'on s'approche de la bordure axiale. Ce phénomène, inexistant chez les formes à plateau calicinal horizontal, témoigne de la courbure du bord distal des cloisons.

Infirmant également ici la validité d'un critère spécifique préconisé par Volz, on peut observer qu'au niveau des carènes le grand développement des faisceaux fibreux à partir

PLANCHE VIII

1-2. — *C. gracilis* (Laube) : 1, section transversale d'un individu en cours de gemmation ; noter la très forte individualisation des carènes septales (10 ×). 2, section perpendiculaire à l'allongement d'une méniane ; aspect en gouttière continue tout à fait typique (200 ×).

3-5. — *C. cristata* Volz : 3, microstructure du bord distal d'une cloison. La cassure permet d'observer le tissu fibreux continu, fibres groupées en faisceaux aigus insérés sur un « plan médioseptal » plus ou moins ondulé ; aucune différenciation trabéculaire (800 ×) ; 4, morphologie et microstructure des ménianes, de part et d'autre de la bordure distale, une méniane intacte montrant sa bordure entière, une autre erodée montrant les sclérodermites qui la constitue ; structure typique des *Craspedophyllia* (350 ×) ; 5, section transversale légèrement oblique. On y observe tous les aspects de la section liés à la présence de ménianes continues (12 ×).

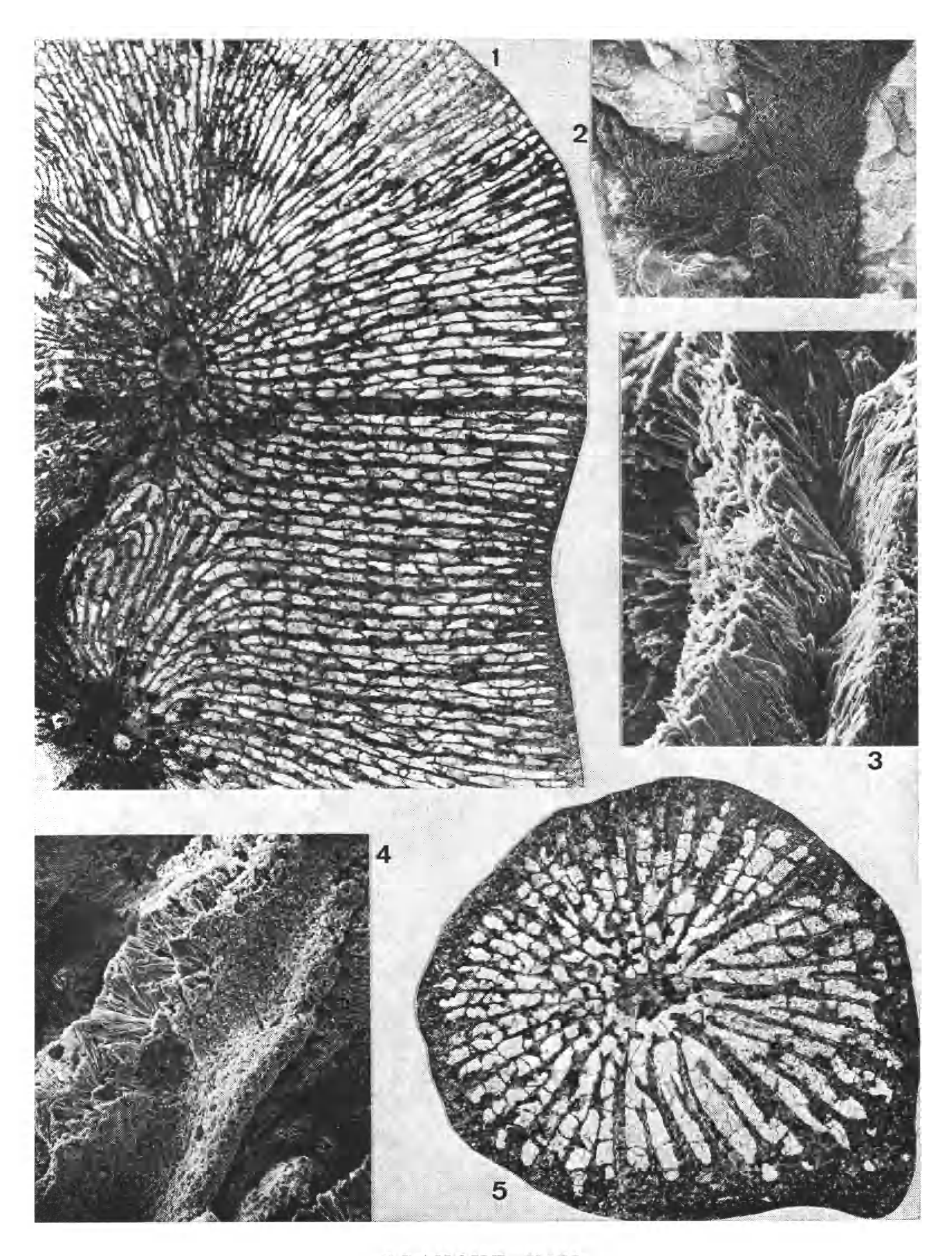


PLANCHE VIII

desquels elles sont édifiées transforme ces derniers en axes courts latéraux dont les sections parallèles entre elles sont très visibles en coupes minces. C'est évidemment la terminaison arrondie de ces axes courts latéraux qui détermine, sur la bordure distale des carènes latérales, les inflexions signalées par Volz, plus ou moins accentuées et très fréquemment inapparentes.

Bien que cette forme soit normalement solitaire, la gemmation peut s'y présenter. Elle s'y réalise par l'individualisation préalable d'une seconde columelle styliforme, dans la région périaxiale, suivie de la constriction progressive du calice initial (cf. pl. VIII, 1). Bien que peu fréquent, ce processus de gemmation présent chez une forme réputée solitaire montre à nouveau combien ce critère morphologique est sujet à caution (cf. également à ce sujet Cuif, 1974, à propos de *Montlivaltia* — *Thecosmilia*).

Craspedophyllia cristata Volz, 1896
(P. 65, pl. VII, fig. 10-14, 22)

Les figurations de Volz, à défaut d'un texte relativement peu explicite, montrent un polypier circulaire de petite taille (8-10 mm de moyenne), pourvu en son centre d'une forte columelle styliforme.

La diagnose originale insiste, à juste titre, sur la microstructure septale qui est présentée dans l'interprétation de Volz comme le résultat d'une « fusion » des trabécules en un « Urseptum » relativement plan (par opposition à celui de *C. alpina* qui serait ondulé). Volz, en signalant que l'inverse est également possible, enlève par ailleurs à cette observation la valeur discriminante qu'il semble lui attribuer. A part cette interprétation, l'observation relative à l'absence de trabécule centrée est très exacte et confirme tout à fait (cf. fig. 10) les observations microstructurales réalisées sur les deux formes étudiées ci-dessus. Les remarques présentées à propos de *C. gracilis* incitent donc à réunir, pour l'instant au moins, *C. alpina* et *C. cristata*, la totale similitude des microstructures septales et le peu de valeur des critères morphologiques ne permettant pas de les différencier actuellement.

Conclusion

Si l'on désigne par structures pennulaires l'ensemble des dispositifs correspondant à des expansions latérales aliformes plus ou moins longues, rectilignes ou courbes mais structuralement horizontales (perpendiculaires à la direction de croissance), il ressort alors clairement que ces éléments « ornementaux » peuvent apparaître chez des termes génériques pourvus de microstructures septales très variées.

La comparaison des genres *Omphalophyllia* et *Craspedophyllia* en est le meilleur exemple. Les observations précédemment publiées (Cuif, 1974) avaient déjà mis en évidence le caractère très probablement significatif de la distinction entre formes à structure septale trabéculaire et formes à zone médio-septale continue. C'est encore un tel schéma qui est applicable ici, puisque autour de ces deux types structuraux peuvent se grouper les formes déjà examinées dans le présent travail.

Or, ces deux genres montrent un beau développement des structures pennulaires qui, d'ores et déjà, n'apparaissent donc pas liées à une structure septale déterminée.

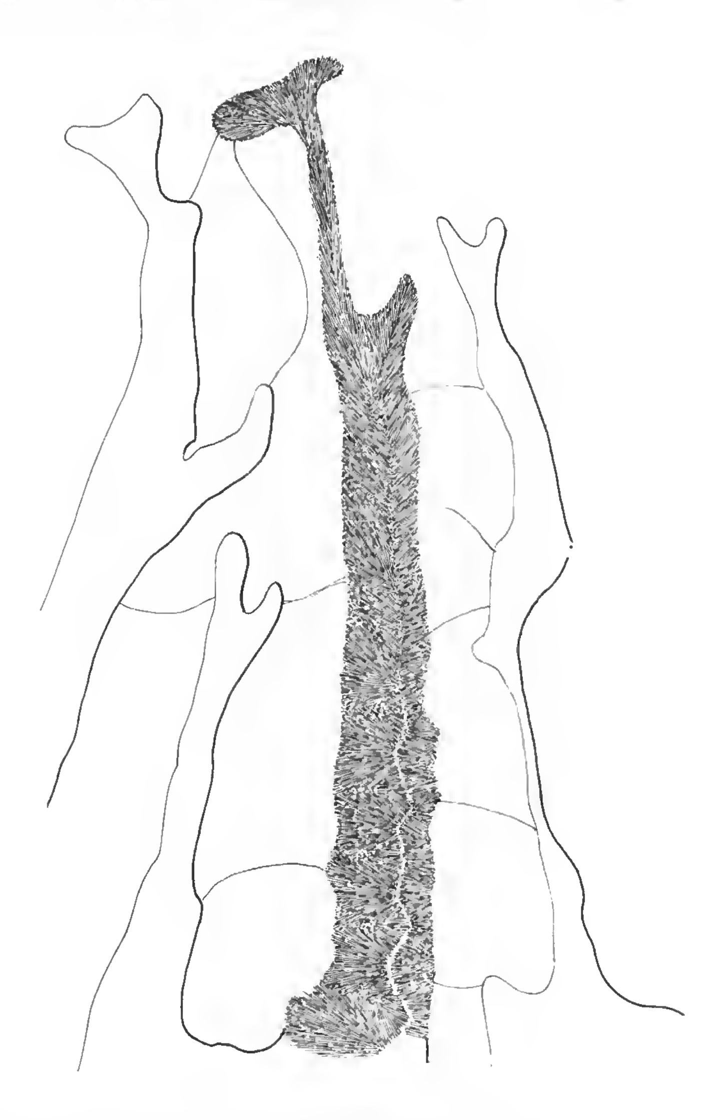


Fig. 10. — Microstructure septale de *C. cristata*. Faisceaux fibreux plus ou moins différenciés de part et d'autre d'un plan médio-septal rigoureusement continu.

Du point de vue de la systématique générale des Madréporaires triasiques, toutes les formes examinées ci-dessus sont actuellement groupées dans la seule famille des Procyclolitidae (Vaughan et Wells, 1943 : 114-115), ou Conophyllidae (Alloiteau, 1952 : 656), et dans les deux cas, dans deux genres seulement : *Conophyllia* et *Craspedophyllia*. Nous avons vu par ailleurs (p. 48) la quasi-similitude admise par ces deux auteurs quant à la composition de ces deux familles.

L'étude des microstructures septales qui vient d'être présentée a établi les très profondes différences existant entre les espèces examinées, différences excédant nettement le niveau générique. De la sorte, se trouve dès maintenant mise en doute la valeur des deux familles actuellement reconnues.

II. ÉTUDE DU GENRE *PROCYCLOLITES* FRECH, 1890
(P. 64, pl. 18, fig. 1-16)

Longtemps demeuré défini par sa seule espèce-type, le genre *Procyclolites* réunissait, lors de sa création, des échantillons de morphologies très diverses : polypiers solitaires, parfois bigéminés, dont l'aspect, par une tendance continue à l'étalement de la région calicinale, évoluait depuis des formes cératoïdes subcylindriques jusqu'à des morphotypes très ouverts, d'un diamètre de 6-8 cm pour une hauteur de 3 cm.

La seule modification à cette définition morphologique de *Procyclolites* résulte d'un travail de Haas (1909 : 152) qui distingue deux autres termes spécifiques destinés à recevoir les formes « caractérisées » par leur grand aplatissement. Les définitions de ces deux espèces nouvelles, *P. clypeiformis* et *P. depressus*, ne reposent que sur l'examen de deux spécimens pour chacune d'elles, échantillons plutôt mal conservés de l'avis même de leur auteur.

En raison des caractères exclusivement morphologiques des arguments qui ont incité Haas à ériger ces deux termes spécifiques, il semble préférable de réenvisager une étude globale des caractères microstructuraux des *Procyclolites* de Fischerwiese, revenant ainsi à la conception de Frech.

Diagnose originale

« Polypiers solitaires, parfois bigéminés. Calices profonds, structure interne partiellement voisine des *Cyclolites*. Cependant, les septes évoluent très rapidement en lames compactes. Le nombre des pores demeurant ouverts est très faible, et (ils se localisent) seulement dans les plus récentes parties des cloisons.

« De longues carènes horizontales courent sur les faces latérales des septes, mais n'alternent presque jamais avec celles des septes voisins. Les vrais synapticules sont rares, les vésicules dissépimentaires sont fines et nombreuses.

« Les caractères externes (calice plus profond) ne peuvent suffire à le séparer du genre *Cyclolites*, d'autant plus que *Cyclolites undulata*, extérieurement, lui est très semblable. Cependant la présence de synapticules près des carènes latérales, de même que la relative rareté des pores septaux accentue la différence ».

Discussion

Si la comparaison avec le genre *Cyclolites* est de nos jours de peu d'intérêt, eu égards aux progrès de nos connaissances sur ce genre depuis les observations de J. Alloiteau (1957, chap. xviii), les caractères donnés dans la diagnose générique suffisent à regrouper autour de cette description un ensemble de formes sur la variabilité desquelles Frech a très justement insisté, aussi bien dans la description spécifique que dans le choix des illustrations.

Le caractère principal demeure donc la présence de carènes septales (cf. pl. IX), qui seule permet de distinguer convenablement certains stades jeunes de *Procyclolites* de ceux de *Montlivaltia cupuliformis* Reuss.

Ces carènes septales se manifestent, en effet, très tôt au cours de l'ontogenèse et persistent tout au long du développement. Leur disposition est également uniforme, quelle que soit la morphologie des individus : légèrement inclinées à la bordure interne, elles se développent quasi horizontalement sur la plus grande partie de la largeur du septe, et ne s'infléchissent à nouveau vers l'apex qu'à l'extrême bord périphérique.

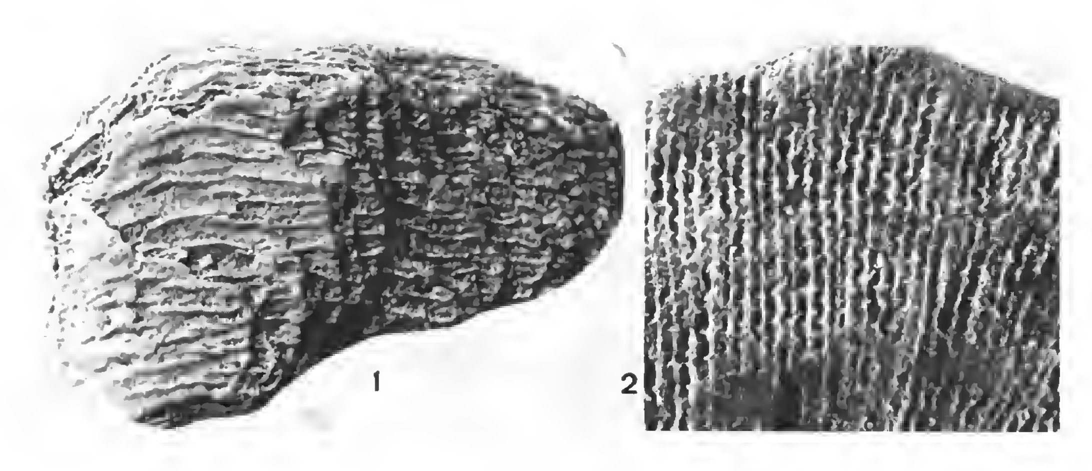


PLANCHE IX

Procyclolites.

1. — Faces latérales des cloisons d'un spécimen « cyclolitoïde », longues ménianes parallèles, dont le relief est ici fortement émoussé par l'érosion (4 ×).
2. — Bordure externe des cloisons ; disposition irrégulièrement alterne des ménianes (4 ×).
   Sur ces deux photographies on observe que les cloisons sont parfaitement compactes.

En dehors de cette notation, les caractères relevés par Frech sont peu nombreux et d'importance minime.

Au sujet des pores septaux, également significatifs du point de vue systématique, il importe de distinguer nettement deux types de discontinuité observables sur les coupes :

— Lorsque les carènes septales parviennent aux bords internes des cloisons, elles déter-

PLANCHE X

Procyclolites.

1. — Coupe transversale. Méniane coupée obliquement (50 ×).
2. — Microstructure septale. Faisceaux de fibres relativement larges. Septes entièrement compacts (180 ×).
3. — Coupe longitudinale perpendiculaire au plan septal. Bifurcation du plan médio-septal pour former les ménianes (100 ×).

4 et 6. — Morphologie et section transversale d'un spécimen cératoïde.

5 et 7. — Morphologie et section transversale d'un spécimen trochoïde.

Ces deux spécimens sont évidemment distincts par leur morphologie générale, mais très comparables par leurs caractères microstructuraux. De plus de nombreuses formes intermédiaires peuvent être observées.

8. — Pore dans la région distale d'une cloison (75 ×). Lacune localisée au-dessus d'une méniane.

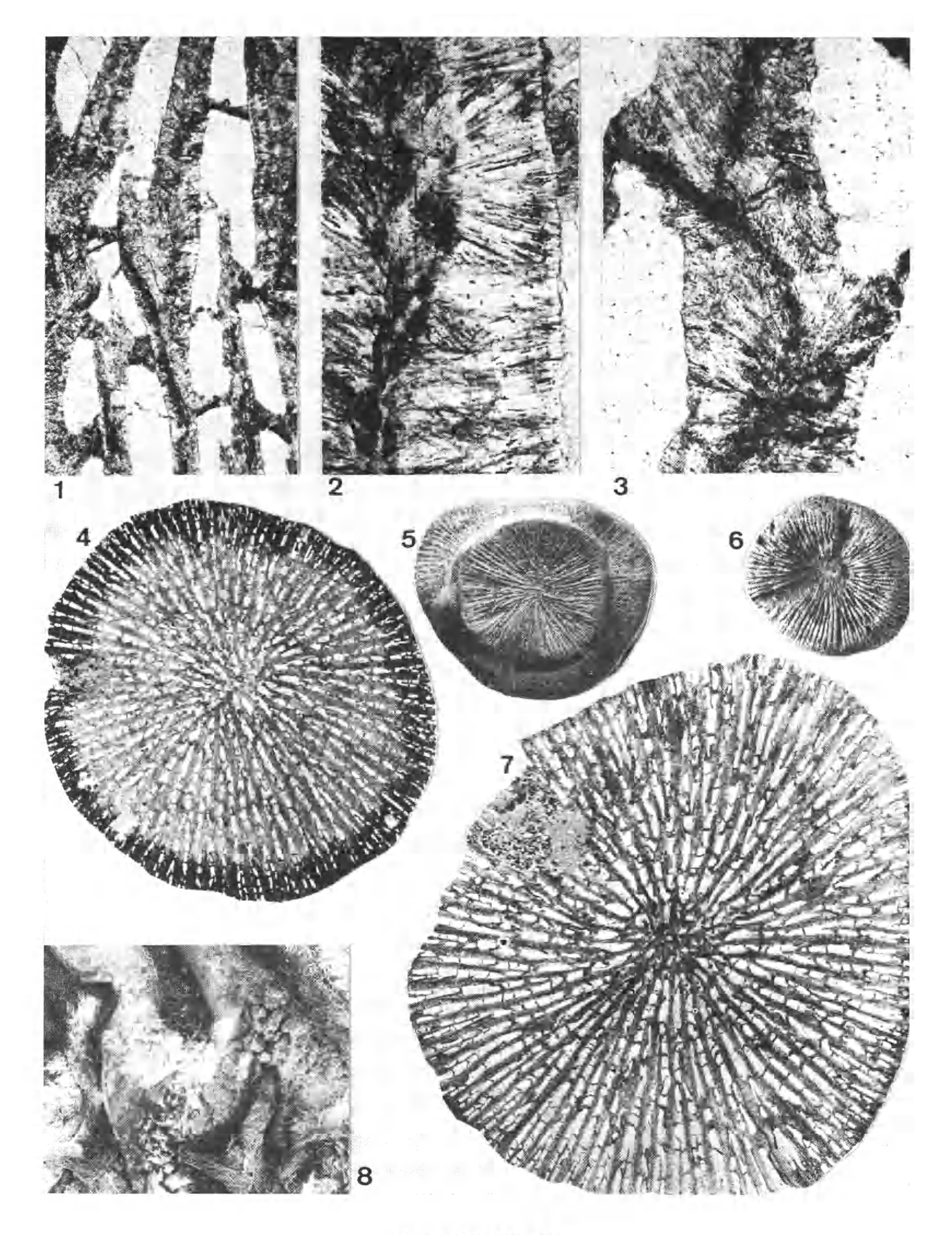


PLANCHE X

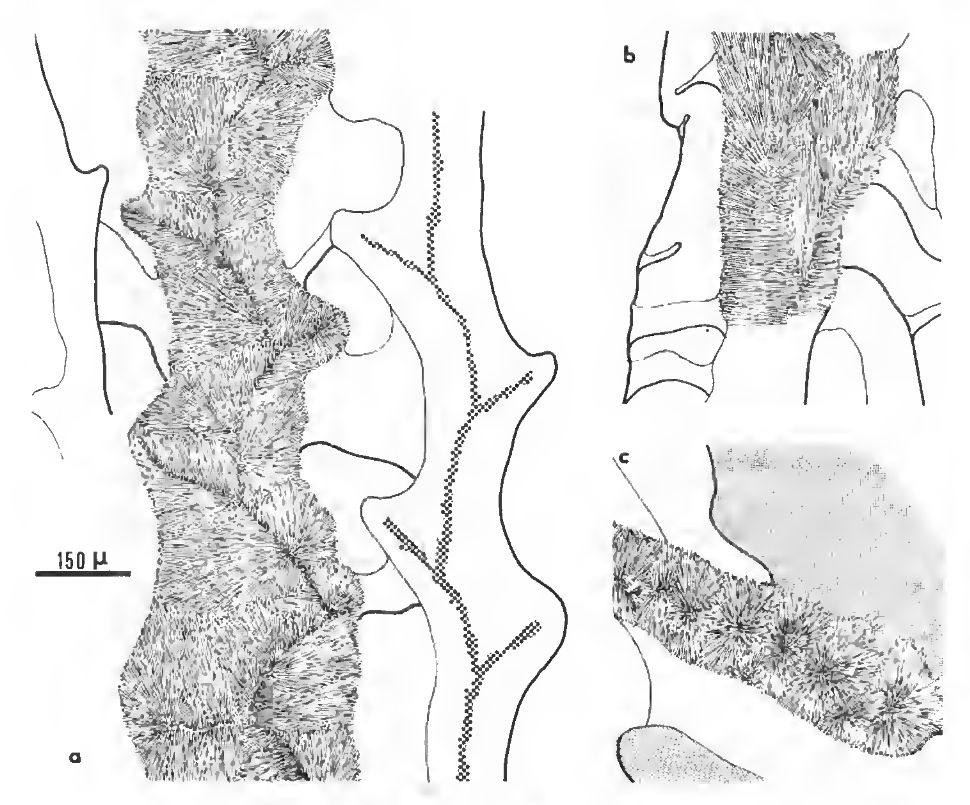


Fig. 11. — Microstructure de *Procyclolites*.
a, Coupe longitudinale perpendiculaire au plan septal ; faisceaux de fibres insérés sur une zone médio-septale dont les bifurcations déterminent l'apparition des ménianes (cf. pl. X, 2 et 3) ; b, section d'une méniane en coupe oblique (cf. pl. X, 1) ; c, coupe tangentielle à une cloison ; dans les ménianes, les axes sont distincts.

minent une légère projection de la bordure axiale dans la cavité générale. Sur certaines coupes longitudinales radiaires peut ainsi apparaître une discontinuité des cloisons qui ne doit rien à une véritable porosité ; il s'agit seulement des sections successives des projections axiales dues aux carènes superposées.

— Par contre, il est indéniable qu'on peut observer dans la marge distale des cloisons des lacunes, toujours localisées immédiatement au-dessus des carènes, apparaissant donc au moment de la reprise de la croissance verticale des septes (ex. pl. X, 8). Pour leur interprétation en termes taxinomiques, il sera évidemment nécessaire de tenir compte du fait que ce sont des structures temporaires, progressivement obturées au cours du développement normal des cloisons. Les coupes effectuées dans les régions proximales des polypiers montrent en effet toujours des éléments radiaires entièrement compacts.

Microstructure septale

Reprenant le terme *P. triadicus* au sens de Frech, il est indispensable de vérifier si, à l'intérieur de cet ensemble morphologiquement varié, la structure septale confirme les

rapprochements suggérés par l'examen de la seule morphologie des cloisons. Cette recherche a été effectuée sur des représentants de termes extrêmes atteints par la variation morphologique : depuis des formes cératoïdes subcylindriques jusqu'à des échantillons de type « foliacé », à croissance quasi exclusivement horizontale.

Formes cératoïdes et trochoïdes : morphotypes A
(Pl. X, 4-7)

Les figurations relatives à ces spécimens font apparaître des éléments radiaires minces et droits, sur les sections desquels se détachent latéralement les coupes des carènes septales.

Pour une coupe bien transversale, les sections des carènes peuvent apparaître sous forme d'épaississement plus ou moins prononcé de la cloison, lorsque le plan de coupe passe dans la zone d'insertion.

La disposition en pennule assez mal dégagée de la paroi septale est fréquemment observée, sur les coupes transversales, dans les régions axiales des septes, où les carènes s'infléchissent vers l'apex et sont donc coupées obliquement (pl. X, 1).

L'analyse de la structure septale elle-même est relativement aisée sur les sections longitudinales tangentielles (pl. X, 3). On constate que chaque carène, alternant régulièrement avec ses voisines d'une face septale à l'autre, représente l'aboutissement d'un rameau issu du plan médio-septal, auquel ces bifurquations successives donnent un aspect ondulé très caractéristique (cf. également fig. 11 a). Particulièrement nette pour les septes majeurs les plus épais, cette structure existe également chez les septes d'ordre inférieur, mais beaucoup moins apparente car l'espacement vertical des carènes est constant, quelle que soit l'importance de la cloison.

On observe à nouveau que le groupement des fibres ne réalise jamais une disposition radiaire parfaite qui pourrait être interprétée comme l'amorce d'une véritable trabécule. Tout au long de leur ontogenèse, les cloisons restent édifiées par superposition de faisceaux plus ou moins aigus et convergents au niveau du plan médio-septal. La coupe longitudinale parasagittale représentée figure 11 montre ces faisceaux, très ouverts, dont le groupement désordonné mais toujours jointif édifie progressivement les cloisons de *Procyclolites*.

Que la disposition radiaire des fibres puisse être observée dans les trois plans de coupe (transversal, longitudinal radiaire et tangentiel) met bien en évidence l'absence fondamentale de toute structure de type trabéculaire.

Exceptionnellement, les carènes latérales (ménianes) apparaissent comme le seul endroit où des axes de convergence puissent être mis en évidence. En effet, selon une disposition déjà bien observée chez *Craspedophyllia*, les sclérodermites qui édifient les ménianes peuvent être suffisamment allongés pour représenter de véritables axes latéraux parallèles, bien observables en section longitudinale oblique (cf. fig. 10 c).

Formes laminaires : morphotypes B
(Pl. X)

Leurs calices, largement étalés atteignent 7 à 8 cm de diamètre. Pour de tels polypiers, les éléments radiaires sont naturellement nombreux (280 à 300), mais la « densité septale » reste faible.

Le trait marquant de la morphologie des cloisons est le très grand développement des carènes horizontales : elles sont toujours visibles de l'extérieur quand la fine épithèque est errodée (ce qui est presque toujours le cas). On les observe très bien également sur les fragments bien dégagés qui abondent à Fischerwiese : ils offrent alors une illustration particulièrement nette de l'ornementation septale.

L'espacement vertical des carènes est important : 0,8 à 1,2 mm ; et leur longueur maximale peut atteindre 4 mm. Elles sont insérées avec une grande régularité générale, et l'observation détaillée montre que :

— les carènes alternent toujours d'une face à l'autre d'une même cloison, disposition pourtant altérée par une nette tendance à la réalisation de carènes opposées ;

— les carènes sont également alternes entre deux faces septales opposées. Cette disposition qui semble assez nettement caractéristique, infirme une notation de Frech pour sa diagnose de l'espèce.

Microstructure septale

On retrouve encore chez ces morphotypes la zone médio-septale continue, aussi bien sur les coupes longitudinales que transversales. C'est également par l'inflexion d'axes latéraux courts issus de cette zone que sont édifiées les ménianes. La microstructure septale montre ainsi une complète similitude avec celle des spécimens précédents, cératoïdes et trochoïdes. Il n'est donc pas possible actuellement, par la seule étude des thanatocoenoses de Fischerwiese, de préciser la signification de ces types morphologiques.

En conclusion, la continuité morphologique formée par un grand nombre de spécimens intermédiaires entre les formes cératoïdes et les formes foliacées de *Procyclolites* rend peu significative la classification proposée par Haas. Du point de vue microstructural, d'ailleurs, aucune différenciation supplémentaire n'est actuellement possible. Le retour à la conception globale de Frech s'impose donc dans l'attente de modalités plus précises de subdivision de cet ensemble.

Affinités du genre *Procyclolites*

Les observations relatives à la microstructure septale (cloisons proprement dites et ménianes) montrent à l'évidence que le terme *Procyclolites* prend naturellement place auprès de *Craspedophyllia*. Mis à part les caractères morphologiques relatifs à la taille des polypiers, l'élément différentiel immédiatement observable réside dans l'absence, chez les *Procyclolites*, de la forte columelle styliforme axiale des *Craspedophyllia*. Chez *Procyclolites*,

la cavité axiale est occupée par les bordures fortement rhopaloïdes des cloisons qui, fréquemment en contact entre elles, ne montrent néanmoins jamais de fusion produisant une columelle pariétale.

Autre caractère différentiel entre *Craspedophyllia* et *Procyclolites*, la présence chez ces derniers de pores septaux. Rares et toujours temporaires, ceux-ci, étant complètement absents chez *Craspedophyllia*, n'en représentent pas moins le signe d'une évolution de la structure septale.

Valeur des familles Procyclolitidae Vaughan et Wells, 1943, et Conophyllidae-Procyclolitidae Alloiteau, 1952

Les deux plus récents essais de systématique des Madréporaires fossiles reconnaissent l'existence (sous des termes taxinomiques différents) d'un groupement d'une dizaine de genres parmi lesquels les termes principalement triasiques tels que *Margarophyllia*, *Craspedophyllia*, *Conophyllia*, *Margarosmilia* et *Procyclolites* ont maintenant été étudiés.

La comparaison des résultats obtenus par l'analyse des espèces-types de ces genres montre que ce groupement réunit des formes à ornementation pennulaire, d'autres à ornementation granulaire typique, des types à structure septale trabéculaire parfaite, d'autres à tissu fibreux indifférencié et qu'enfin des types très variés d'architecture septale peuvent y être observés.

Quel que soit l'angle sous lequel on aborde ce groupement, il apparaît donc hétérogène et ses constituants devront à l'avenir être regroupés dans des unités taxinomiques différentes.

Cette observation fournit le second exemple d'un terme taxinomique de rang élevé (groupe famille), qui s'avère complètement inadéquat pour représenter la répartition des types microstructuraux présents dans la faune triasique. La première partie de nos recherches (Cuif, 1973), consacrée aux Stylophyllidae, avait en effet mis en évidence une hétérogénéité d'ampleur comparable.

Il s'avère donc clair que la prise en considération des caractères microstructuraux entraîne une évolution importante des catégories systématiques actuellement admises, et par conséquent, une profonde modification de notre conception des rapports entre les Madréporaires triasiques et les faunes qui leur ont succédé (cf. également p. 125).

III. ÉTUDE DE QUELQUES TYPES STRUCTURAUX COMPLÉMENTAIRES

La notion de structure pennulaire permet d'adjoindre aux genres révisés ci-dessus un certain nombre de types structuraux demeurés inconnus des anciens auteurs. Leur étude montre à nouveau combien le type d'ornementation pennulaire est susceptible d'apparaître à partir de microstructures septales variées, confirmant ainsi le principal résultat du chapitre précédent.

Autre intérêt de ces types structuraux : ils présentent une répartition géographique beaucoup plus étendue que celle des genres étudiés jusqu'ici. Certains proviennent du Trias supérieur de Turquie (vallée de l'Alakir Cay) et font partie de cette importante faune nouvelle dont quelques formes ont déjà été étudiées (Cuif, 1974).

Les trois formes décrites ci-dessous sont caractérisées, d'une façon générale, par la possession d'éléments radiaires à trabécules parfaitement centrées et de ménianes entières toujours édifiées par l'inflexion d'axes courts latéraux contigus.

Bien que ces trois types soient très éloignés morphologiquement l'un de l'autre, la similitude qui se manifeste par l'étude de la structure septale suggère qu'au-delà des différences morphologiques observées existe entre eux un rapport réel susceptible de trouver une expression taxinomique.

Étude d'une forme solitaire : **Tropiphyllum ornatum** nov. gen., nov. sp.

Connu seulement par trois échantillons, ce type structural présente cependant une individualité très nette : la perfection des spécimens issus des gisements de l'Alakir Cay permet, en effet, une reconstitution complète de la structure septale à partir des sections obtenues dans des échantillons toujours recueillis jusqu'ici dans des calcaires compacts.

Ces polypiers, de taille moyenne (diamètre maximal observé : 25 mm), présentent des cloisons subrectilignes compactes et relativement épaisses (cf. pl. XI, 1-2). Leur structure trabéculaire est absolument parfaite. Les trabécules sont verticales sur la quasi-totalité de la largeur des cloisons, leur infléchissement n'étant qu'à peine perceptible aux bordures internes et périphériques. Ces trabécules, de sections elliptiques à subquadrangulaires, ont des dimensions très importantes : leur épaisseur normale est de 160-200 µ (pour les cloisons majeures) mais peut aller jusqu'à 300-350 µ au moment de la production des ménianes.

On constate, en effet, que ces cloisons portent, en disposition horizontale parfaite, des ménianes continues et irrégulièrement opposées dont les modalités de mise en place apparaissent très clairement en section.

Leur caractéristique morphologique essentielle (outre la disposition signalée ci-dessus) est de présenter une bordure distale très régulièrement festonnée (pl. XI, 2-3) et montrant nettement les rangées très régulières de nodules qui se dessinent dans l'espace interseptal.

Lors de la production d'une méniane, on observe d'abord une augmentation importante du diamètre des trabécules pouvant aller jusqu'à leur donner des dimensions excé-

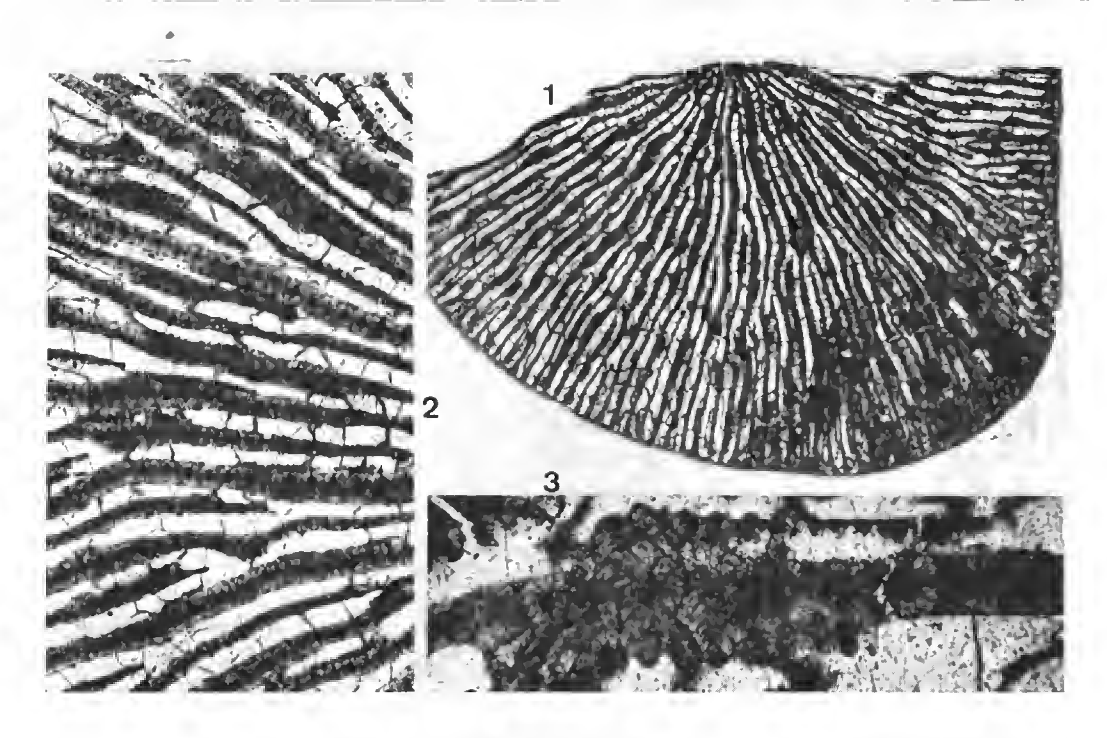


PLANCHE XI

Tropiphyllum ornatum.

1. — Section transversale. Fortes cloisons compactes sur lesquelles se détachent les ménianes. La columelle n'est pas visible (3 ×).
2. — Microstructure des cloisons. Trabécules parfaitement centrées. La bordure distale des ménianes est déjà visible (15 ×).
3. — Section tangentielle d'une méniane. On observe nettement que cette structure est formée par la conjonction de granules plus nombreux que les centres trabéculaires dont ils sont issus (80 ×).

dant 300 µ. Au cours de cette évolution, une bifurcation des axes trabéculaires se produit, isolant ainsi d'un même côté de la cloison une série d'axes courts parallèles, infléchis vers l'espace interseptal, les autres axes continuant leur croissance verticale pour constituer une cloison d'épaisseur normale.

Cependant, ces axes latéraux accolés ne restent pas simples (comme c'était le cas par exemple chez *Craspedophyllia*), mais se subdivisent à leur tour, produisant donc des nodules très réguliers (cf. pl. XI, 2-3). Il est en effet extrêmement net et constant sur toutes les sections observées que le nombre des festons par unité de longueur est pratiquement le double de celui des axes trabéculaires dont ils sont issus.

Ces phénomènes successifs sont parfaitement observables sur la figure 12 qui présente une coupe transversale oblique dans une de ces ménianes.

Ces modalités très particulières de mise en place des ménianes chez *Tropiphyllum ornatum* montrent un nouvel exemple de l'indépendance existant entre la structure pennulaire elle-même et celle de la cloison sur laquelle elle s'insère. Ainsi, dans le cas présent, les axes constituant les structures pennulaires observées sont bien évidemment issus des

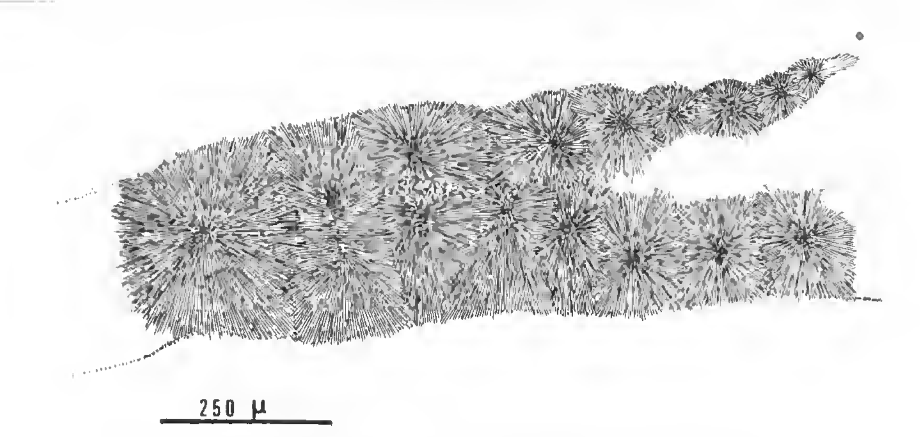


Fig. 12. — Microstructure septale de *Tropiphyllum*.
Grosses trabécules parfaitement centrées. Ménianes granulaires.

trabécules constituant les cloisons, mais un processus supplémentaire confère aux ménianes de ce genre une sorte d'individualité propre, les distinguant à la fois des structures septales du polypier qui les possède, mais également de tous les autres types de structure pennulaire observés jusqu'ici.

Cette variété dans les structures étudiées suggère à nouveau que le terme unique qui leur est appliqué ne recouvre donc que des dispositifs morphologiquement convergents et nullement une structure caractéristique d'un ensemble étroitement uni du point de vue taxinomique.

Étude d'une forme dendroïde : **Tropidendron rhopalifer** n. g., n. sp.[1]

Peu abondante, mais susceptible de former des colonies de volume non négligeable, l'espèce édifie des massifs dendroïdes irrégulièrement ramifiés (pl. XII, 1) (gisement de Seelandalp).

Les polypiérites circulaires, de diamètre 5-6 mm (en dehors des phases de gemmation), montrent une très faible densité septale : on n'y compte en effet que 35-40 cloisons. Néanmoins, comme ces éléments radiaires sont forts et vigoureusement ornementés, l'appareil septal prend un aspect assez proche de celui des formes à cloisons plus abondantes, expliquant probablement la non-différenciation de ces formes par les auteurs anciens.

PLANCHE XII

Tropidendron rhopalifer.

1. — Surface d'un spécimen (2 ×).
2. — Polypiérite en cours de gemmation (20 ×). Les ménianes sont nettement visibles.
3. — Aspect des ménianes lorsque le plan de coupe est oblique vers le bas (35 ×).
4. — Disposition normale (cf. figure 13 : la microstructure du septe repéré).
5 et 6. — Aspect des axes latéraux produisant les ménianes (120 ×).

1. De *Tropis* : carène, *dendron* : arbre ; et *rhopalon* : massue (en raison de la présence d'un organe axial bien différencié).

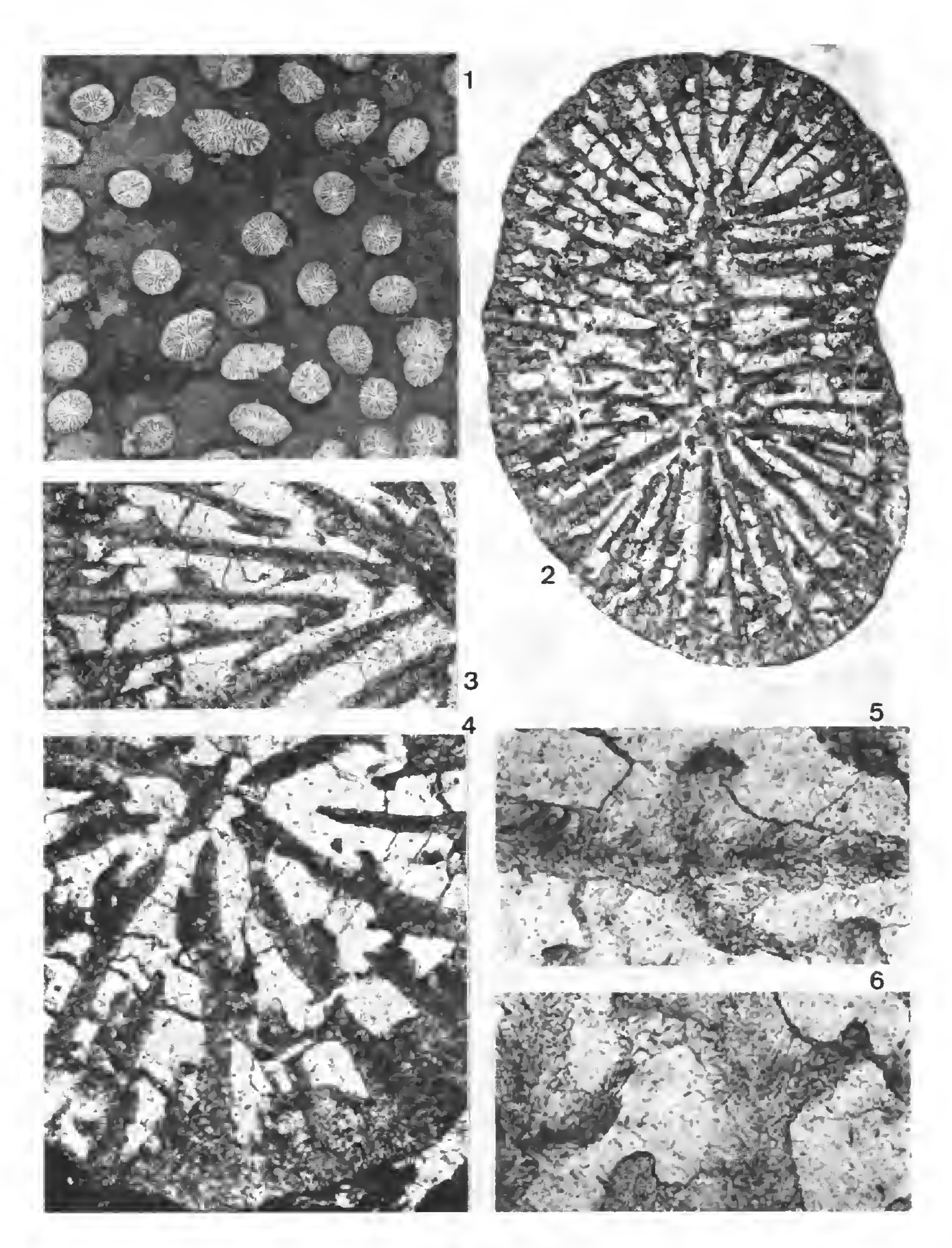


PLANCHE XII

Les éléments radiaires, entièrement compacts, sont édifiés par des trabécules jointives, pratiquement verticales (fig. 13) et de fort diamètre : 250-280 μ dans les bordures périphériques des cloisons.

La caractéristique majeure de ces cloisons est de porter de très fortes ménianes continues, subhorizontales, dont les coupes longitudinales montrent bien (pl. XII, 3) l'aspect en gouttières fortement relevées à leur bordure distale. La constitution de ces structures est très comparable à celle des formes précédentes telles que *Craspedophyllia* ou *Tropiphyllum*. Il s'agit en effet d'une série d'axes courts, produits par bifurcation des axes trabéculaires principaux, et infléchis synchroniquement dans l'espace interseptal. Toute-

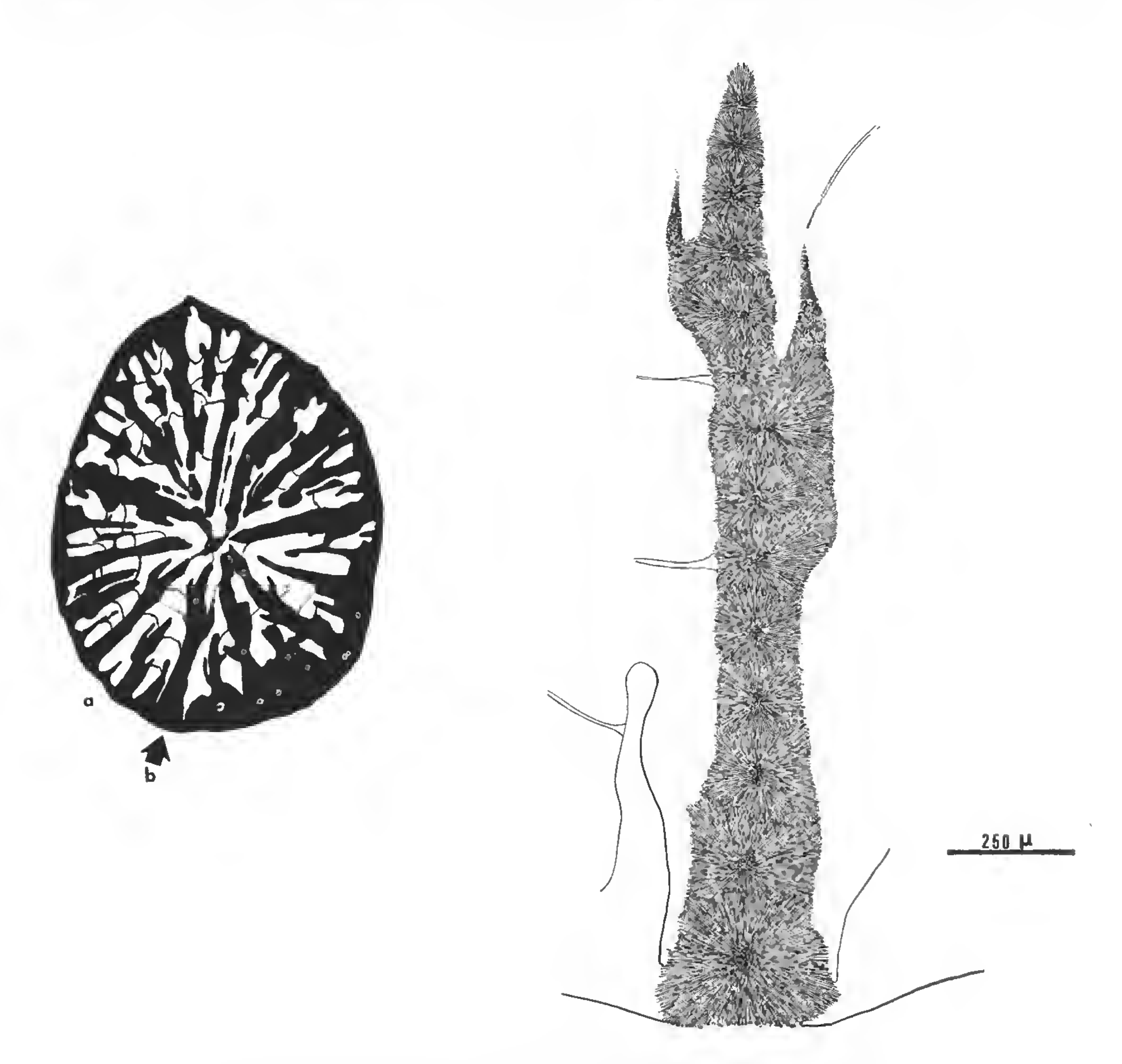


Fig. 13. — Microstructure septale de *Tropidendron rhopalifer*.
Fortes trabécules verticales jointives. Ménianes irrégulièrement alternes.

fois, contrairement à la disposition observée chez *Trophyllum*, on ne note pas ici l'indentation des bordures distales des ménianes.

Les autres éléments structuraux ne présentent pas de particularité notable : l'endothèque est uniquement dissépimentaire et une lame épithécale mince recouvre l'ensemble de l'appareil septal, dont les bordures périphériques, très épaisses, entrent généralement en contact irrégulier.

Seule une forte columelle styliforme, à laquelle adhèrent fréquemment les bordures distales des cloisons majeures, confère à ces polypiérites un aspect morphologiquement voisin des formes étudiées dans le précédent chapitre (*Omphalophyllia-Rhopalophyllia*).

Affinités

Cette forme prend naturellement place auprès des types à structure trabéculaire parfaite, et plus particulièrement à proximité de genres tels que *Rhopalophyllum* ou *Tropiphyllum*, chez lesquels se trouvent associés cette microstructure septale et une ornementation de ménianes formées par des sclérodermites latéraux jointifs.

Ce genre se distingue des deux types cités par sa forte multiplication végétative produisant des massifs dendroïdes importants, mais également, à l'examen de fragments isolés, par la morphologie des bordures distales des ménianes qui sont ici entières alors que chez *Rhopalophyllum* et *Tropiphyllum* elles montrent nettement les têtes des sclérodermites qui les composent.

Étude d'une forme cérioïde : **Tropiastraea carinata** Cuif, 1967

Lors d'une précédente étude (Cuif, 1967 : 603), j'ai établi que l'échantillonnage à partir duquel Volz a créé le genre *Tocchastraea* (1896 : 62, pl. VII, fig. 1-7) présentait une nette hétérogénéité. En effet, le spécimen 4424, qui constitue l'holotype figuré de *Toechastraea oppeli* (échantillon original de Laube pour *Astrocoenia oppeli* Laube), diffère complètement des spécimens 4421-22-23 et 29 par la morphologie calicinale, les modalités de gemmation de même que par la microstructure septale.

A partir de ces spécimens et de nouveaux exemplaires issus des gisements des Dolomites et d'Autriche (couches du Zlambach, gisement du Donnerkogel), j'ai alors été amené à proposer pour le nouveau type structural mis en évidence un terme générique particulier : *Tropiastraea*, avec comme espèce-type *T. carinata* n. sp.

Les caractéristiques microstructurales en sont les suivantes :

Éléments radiaires : « Septes compacts, d'épaisseur normale mais fortement augmentée par l'insertion sur leurs faces latérales de fortes carènes. Ces dernières ont une section triangulaire : la base large est insérée sur la cloison, le bord distal, terminé par un bourrelet, infléchi vers le haut. L'orientation générale de ces carènes est parallèle au bord distal des septes, de sorte qu'elles sont sub-horizontales, faiblement convexes vers le haut. Leur disposition est sensiblement alterne de part et d'autre d'un même septe : alternance plus ou moins régulière, au point que l'on peut observer des cas d'opposition.

« Organe axial net, peu proéminent, anastomosé aux bords internes des éléments radiares.

« Microstructure : Les éléments radiaires sont formés de poutrelles fortes, parfaitement définies, à gros centres de calcification. Ces poutrelles, disposées en un seul rang... restent subverticales. »

La photo 5 de la planche XIII et la figure 14 montrent nettement cette microstructure où l'on observe, détachés à partir des axes trabéculaires principaux, les sclérodermites latéraux dont l'inflexion dans l'espace interseptal constitue les carènes latérales.

Il s'avère particulièrement intéressant de constater combien les structures décrites alors prennent naturellement place à la suite de celles qui viennent d'être décrites à propos des deux genres précédents.

La seule différence notable concerne évidemment la structure thécale puisque, chez cette forme cérioïde, les bordures périphériques des cloisons sont en contact mutuel, édifiant ainsi entre les calices une très forte muraille septothécale.

Les autres éléments structuraux consistent en une endothèque dissépimentaire très régulièrement disposée, ainsi qu'en une columelle styliforme axiale à laquelle s'anastomosent plus ou moins régulièrement les bordures internes des cloisons majeures.

Conclusion

L'analyse de la microstructure septale établit avec évidence les affinités existant entre les polypiers solitaires, dendroïdes et cérioïdes qui viennent d'être successivement décrits.

Entre ces deux derniers la similitude est parfaite, la seule différence introduite résultant de l'isolement ou de la contiguïté de polypiérites dont le processus d'apparition est d'ailleurs également semblable dans les deux cas (gemmation intracalicinale axiale).

La forme solitaire (*Tropiphyllum*), fondamentalement comparable elle aussi, ne diffère que par les modalités d'édification de la bordure distale des ménianes, les autres caractères (dimension et arrangement des trabécules) correspondent par ailleurs tout à fait à ceux des autres formes de ce groupe.

Celui-ci se caractérise donc par la possession de ménianes parfaitement continues, associées à une structure septale en grosses trabécules parfaites et verticales. Parmi les genres décrits dans le précédent chapitre, seul *Rhopalophyllia* correspondait exactement à cette définition, encore que la contiguïté des sclérodermites latéraux formant les ménianes soit limitée à leur région proximale [les moitiés distales formant de forts nodules (fig. 8), très comparables à ceux observés chez *Tropiphyllum*].

Du point de vue taxinomique, l'interprétation de cet ensemble homogène ne peut être envisagée pour l'instant que sur un plan tout à fait général. Par rapport aux types à microstructure trabéculaire qui ont été étudiés au chapitre I, les quatre genres en question apparaissent évidemment comme les représentants d'un processus de développement de l'ornementation septale pennulaire achevés.

PLANCHE XIII

Tropiastraea carinata.

1 et 2. — Morphologie de l'holotype (1,5 ×).
3. — Surface calicifère (8 ×).
4. — Section transversale (12 ×).
5 et 6. — Divers aspects des ménianes (60 ×).

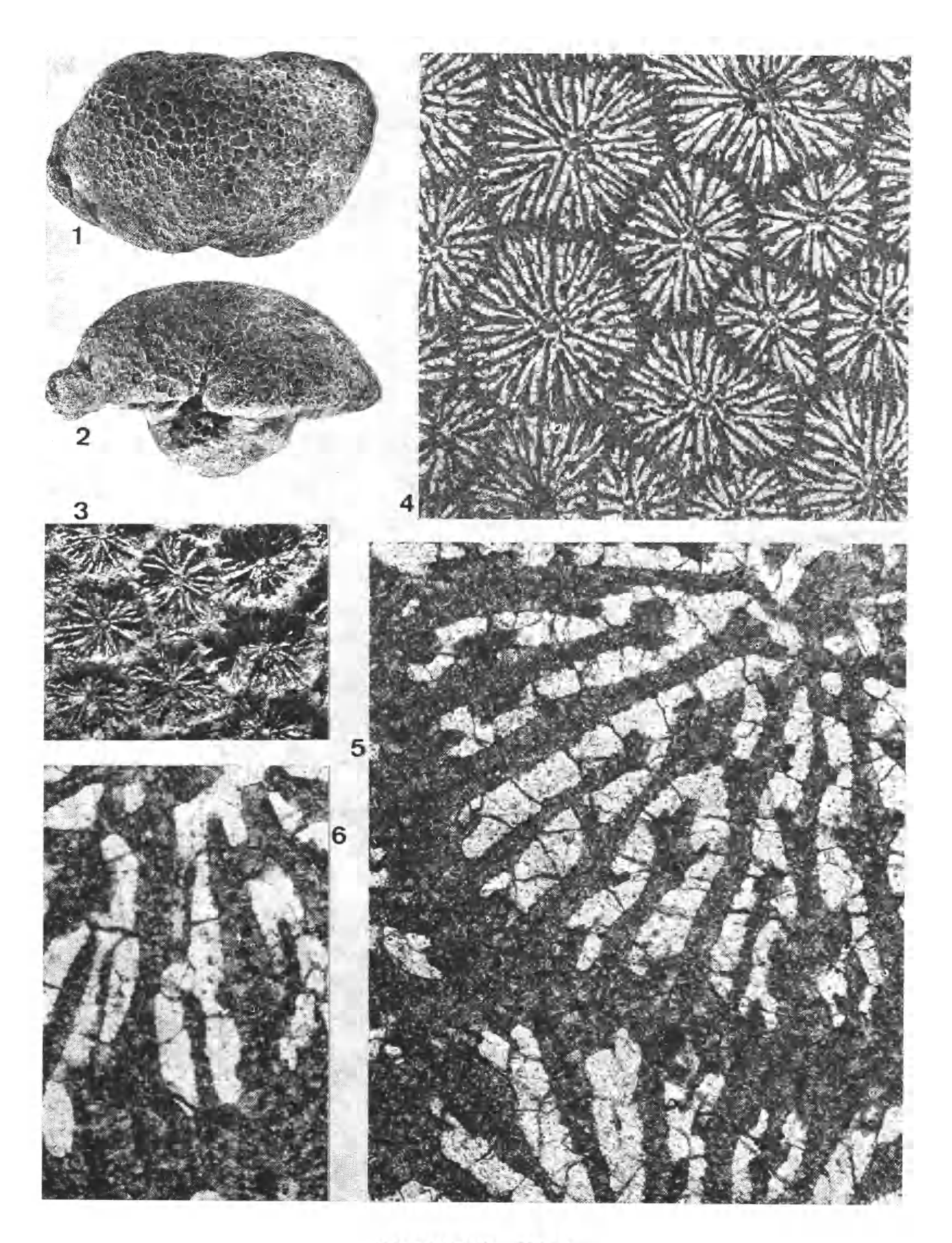


PLANCHE XIII

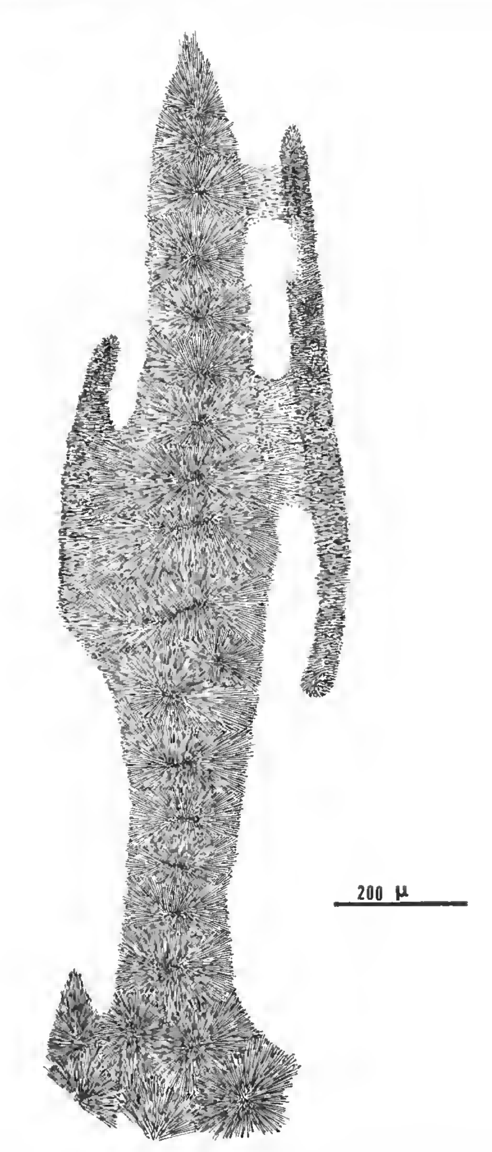


Fig. 14. — Microstructure septale de *Tropiastraea carinata*.

On saisit, en effet, la structure pennulaire dans son aspect élémentaire chez *Omphalophyllia gracilis*, où chaque pennule, issue de l'axe trabéculaire principal, demeure fondamentalement indépendante de ses voisines. Le processus de groupement de ces unités est déjà observable chez *O. recondita* ou *boletiformis* où apparaissent fréquemment des conjonctions de deux ou trois pennules infléchies synchroniquement sur une même face septale. Chez *Tropiastraea*, par exemple, ce processus est parvenu à son terme, et les mérianes sont parfaitement entières.

Ces observations suggèrent naturellement un groupement de ces formes dans une unité taxinomique supragénérique. On doit cependant observer qu'un autre critère structural également important vient compléter ce schéma évolutif. En effet, les modalités de groupement et d'inflexion des trabécules varient considérablement d'un genre à l'autre de cette série. Parfaitement droites et verticales chez *Tropiphyllum*, par exemple, les trabécules forment un système divergent chez *Omphalophyllia gracilis*, un système monoclinal infléchi axialement chez *Rhopalophyllia*, un système monoclinal à très forte inflexion externe chez *Omphalophyllia zitteli*.

En tout état de cause, et quoi qu'on puisse penser de la valeur des différences structurales ainsi mises en évidence, il n'en apparaît pas moins que cet ensemble se différencie sans ambiguïté des formes à structure septale du type fibreux continu (*Craspedophyllia*), montrant ainsi qu'un type d'ornementation comparable a pu apparaître chez des formes à structures septales très différentes.

IV. ORNEMENTATION PENNULAIRE CHEZ DEUX « ISASTRÉES »

Les auteurs anciens ont fait grand usage des termes génériques *Isastraea*, *Latomeandra* et *Meandrina* pour le classement des polypiers triasiques cérioïdes et méandroïdes. Ainsi Diener (1921), peut-il leur attribuer une trentaine d'espèces et de variétés (en y incluant celles du sous-genre *Margarastraea* Volz).

L'objet de ce chapitre n'est évidemment pas de présenter une subdivision de ce groupe dans lequel l'usage exclusif des caractères morphologiques a établi une grande confusion. L'étude des microstructures septales réalisées chez ces formes montre en effet qu'on y observe des dispositions trabéculaires variées et des ornementations très diverses, de telle sorte que les nombreux types examinés s'écartent notablement de la définition du genre *Isastraea* telle qu'elle a été fournie par Pelletier (1950 : 160-162), sur la base d'un examen de l'holotype d'Heidenheim décrit par Goldfuss (*Astraea helianthoides*).

Deux d'entre eux, par exemple, présentent sur leurs faces septales des structures pennulaires extrêmement bien caractérisées (ce qui établit tout d'abord que le terme *Isastraea* n'est pas du tout adéquat pour les désigner) mais fournit en outre un intéressant élément de comparaison quant aux diverses modalités de ce type d'ornementation au Trias.

Isastraea guembeli Laube, 1865
(P. 263, pl. VII, fig. 2)

Diagnose originale

« Le polypier est pédonculé, la face inférieure des échantillons recouverte par une épithèque généralement complètement développée, qui fait de forts plis concentriques. Les calices sont nettement pentagonaux, rarement hexagonaux, séparés par une muraille nette. Les septes, dont le nombre est de 40-50, sont de longueur variée, droits, dentés. Pas de columelle. Diamètre des calices 3-4 mm. »

Outre l'échantillon figuré en planche VII du travail de Laube (reproduit ici pl. XIV, 1 et 2), conservé sous le nº 4398 au Geologische Bundesanstalt de Vienne, trois échantillons provenant du Sett-Sass ont été étudiés.

PLANCHE XIV

Isastraea guembeli Laube.

1-2. — Original figuré (1,5 ×).
3. — Surface calicifère (7 ×).
4-5. — Pennules coupées transversalement (350 ×).
6. — Disposition typique d'une section transversale (35 ×).

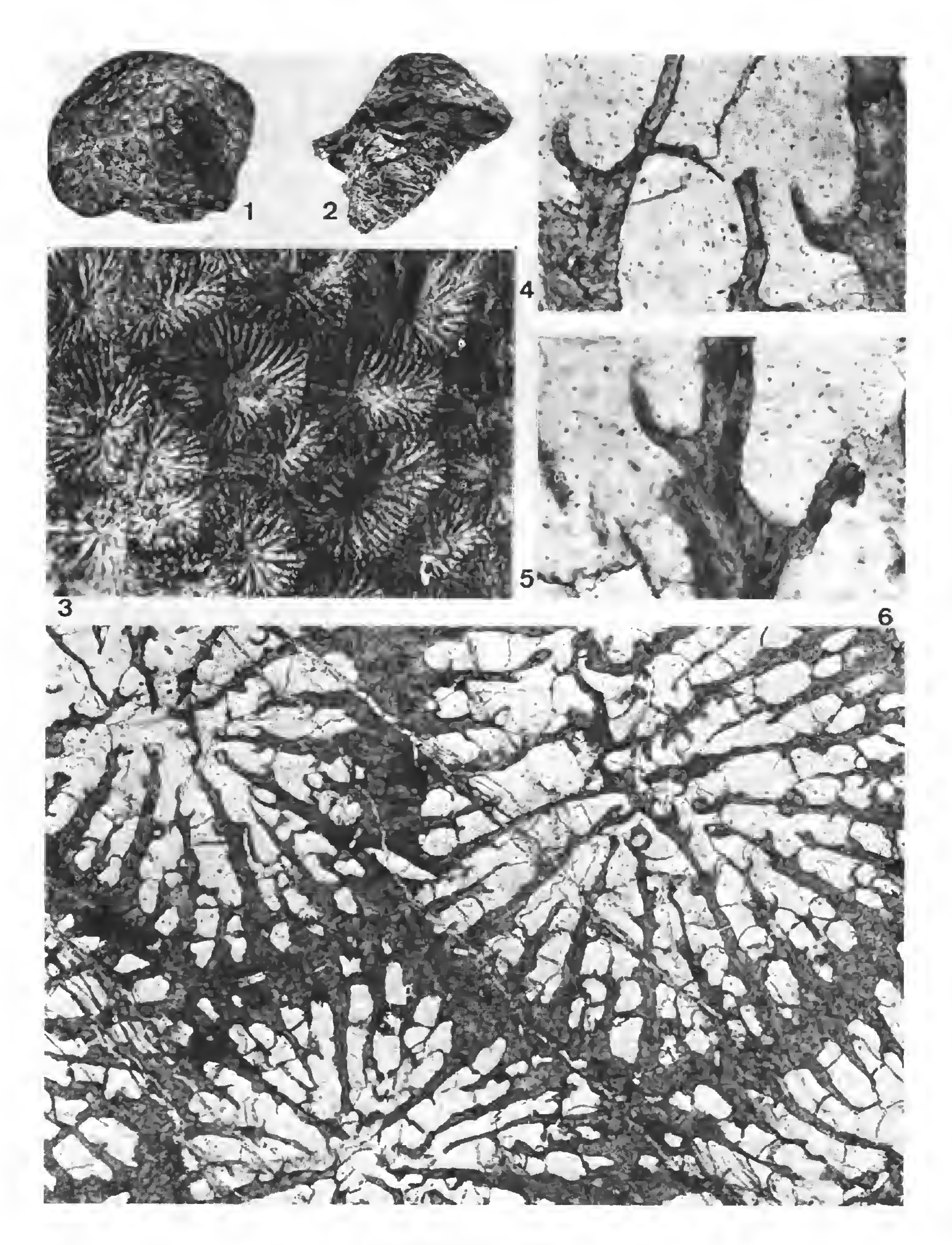


PLANCHE XIV

Description de l'holotype

Polypier cérioïde de faible dimension (hauteur 40 mm ; plus grand axe de la surface calicifère 43 mm), bien dégagé du substratum par un pédoncule conique élevé. La surface calicifère est irrégulière, beaucoup plus fortement bombée que ne le montrent les figurations originales. Toute la base est entourée d'une forte holothèque ridée.

Les polypiérites n'ont nullement la régularité pentagonale à laquelle Laube donne la valeur de critère. Leurs calices sont très régulièrement coniques, les murailles fortes.

Cloisons

Les septes sont toujours droits, compacts, très régulièrement atténués vers le centre. Leur bord distal est assez fortement incliné axialement (40-50°). La densité septale reste moyenne puisque la distance entre deux plans médio-septaux voisins oscille entre 270 et 320 µ.

La particularité morphologique principale des cloisons réside dans l'existence, sur les faces latérales, d'une ornementation pennulaire bien caractérisée (pl. XIV, 4, 5, 6). Ces structures, insérées sur les septes avec une obliquité à peu près équivalente à l'inclinaison des bords septaux, s'infléchissent vers l'angle supéro-interne des éléments radiaires. Elles se présentent donc comme des cupules fortement concaves vers le haut et l'intérieur.

Autre disposition remarquable, ces cupules demeurent toujours totalement indépendantes les unes des autres, aussi bien sur une face septale donnée que dans un même espace interseptal.

Les cloisons sont édifiées par des trabécules parfaites, toujours jointives (fig. 15). Leur disposition générale est assez irrégulière : on peut admettre qu'elle est monolinéaire (tous les axes dans un même plan), mais on constate fréquemment de forts écarts de l'axe trabéculaire avec le plan médio-septal.

Par contre, en coupe longitudinale radiaire, l'inflexion très régulière et accentuée des trabécules vers l'axe est une disposition constante de cette forme.

Dans toutes ces coupes, aussi bien transversales que longitudinales, les pennules apparaissent avec le même aspect : quart de cercle plus ou moins parfait, nettement dégagé du plan septal. Cette similitude d'aspect dans les deux plans de coupe prouve également la morphologie en cupule sphérique de ces éléments ornementaux.

Autre élément notable, ces structures ne comportent pas d'axe propre. Elles demeurent en effet toujours relativement minces et le repli ectodermique qui leur a donné naissance est resté indifférencié. Pourtant, compte tenu de leur dimension et de celles des trabécules, il est très vraisemblable que ces structures pennulaires doivent parfois être insérées sur plusieurs trabécules contiguës.

Ce fait est difficile à établir formellement. Néanmoins, la disposition observée est donc ici l'inverse de celle qui a été mise en évidence chez *Craspedophyllia*, par exemple, qui possède une structure septale fibreuse continue, produisant des ménianes à sclérodermites bien différenciés : chez *Isastraea guembeli*, sur un septe à structure trabéculaire parfaite, s'insèrent des pennules dépourvues d'axe de calcification.

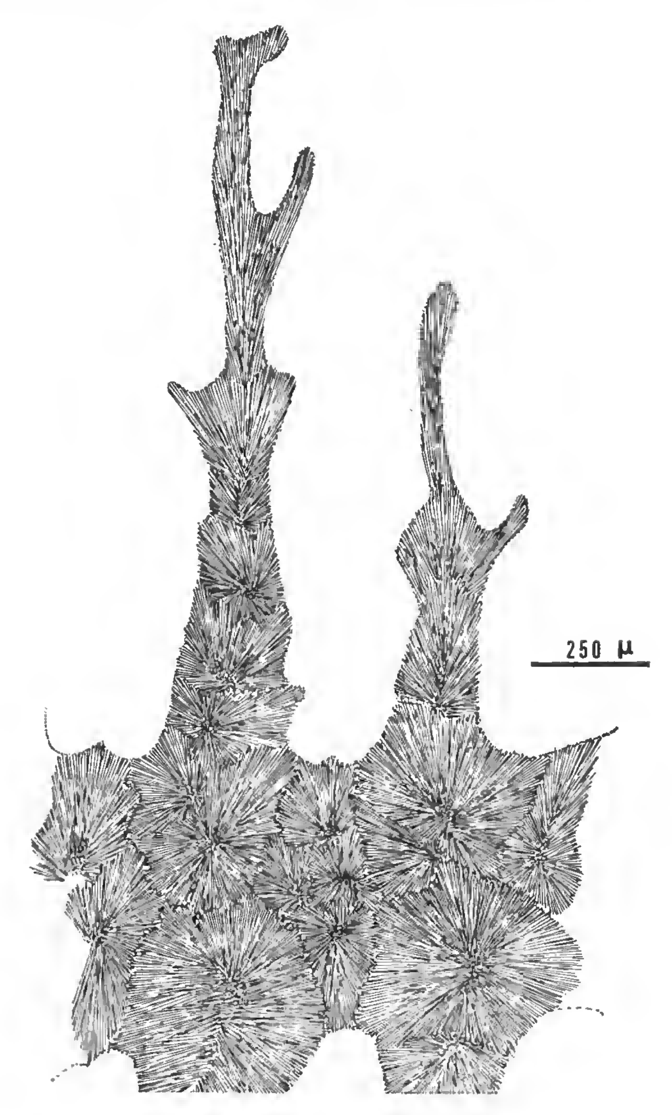


FIG. 15. — Microstructure septale de *I. guembeli*.

Isastraea bronni (Klipstein)

Meandrina bronni Klipstein, 1843 : 292, pl. XX, fig. 8.
Latomaeandra bronni (Klipstein) in LAUBE, 1865 : 260, pl. VI, fig. 5.
Isastraea bronni (Klipstein) non Laube in VOLZ, 1896 : 53, pl. V, fig. 8-12.

Diagnose originale

« Les très profondes vallées labyrinthiques sont limitées par des bords aigus très élevés, dessinant des courbes plus ou moins prononcées. Les sillons contournés prennent parfois, quand ils sont peu allongés l'aspect de profondes dépressions circulaires. Les lamelles, très bien individualisées, s'infléchissent à la périphérie où elles fusionnent en une ligne ondulée. Dans les régions les plus profondes des vallées (cette ligne) se ramifie jusqu'au revers des bords élevés ».

Frech, qui rédigea le chapitre consacré aux Isastrées dans le mémoire de Volz, signale que déjà à cette époque le spécimen figuré par Klipstein était introuvable. Par ailleurs, les originaux de Laube subsistant au Geologische Bundesanstalt servant maintenant de types pour *Isastraea plana* var. *foliosa* Frech, j'ai été amené, pour éviter toute ambiguïté, à rechercher dans le gisement de Seelandalp (où cette espèce est la plus fréquente) des spécimens correspondant à la figuration de Klipstein, et à les utiliser comme base de la description suivante.

Description

Morphologie

La surface calicifère montre des polypiérites à disposition assez confuse : calices simples ou séries polycentriques comptant jusqu'à six centres. Toutefois, calices simples et séries calicinales demeurent toujours parfaitement délimités par une muraille plus ou moins forte. Dans tous les cas, la crête formée par l'alternance des cloisons affrontées par leurs bordures périphériques présente la disposition en zigzag.

Les bords distaux, inclinés à 45° environ, et formant ainsi des dépressions calicinales ou vallées assez profondes, présentent une rangée monolinéaire de fines dents coniques.

Microstructure et ornementation septale

Les cloisons sont des septes simples, parfaitement compacts, généralement assez forts, à la surface desquels se détache nettement une forte ornementation pennulaire (cf. pl. XV, 3, 4, 6, 7).

PLANCHE XV

Isastraea bronni (Klipstein).

1. — Surface calicifère. (3 ×)
2. — Section transversale. (2,5 ×)
3. — Morphologie des ménianes : gouttières allongées, fortement infléchies axialement. (300 ×)
4. — Aspect des ménianes en section transversale ; leur bordure distale très fine, se détache nettement de la face latérale. (20 ×)
5. — Axe trabéculaire. Noter la parfaite conservation du tissu fibreux aragonitique. (500 ×)
6. — Méniane. Pas de centre de calcification propre. (500 ×)
7. — Aspect typique d'une cloison. Bonne corrélation avec les images obtenues au microscope électronique. (120 ×)

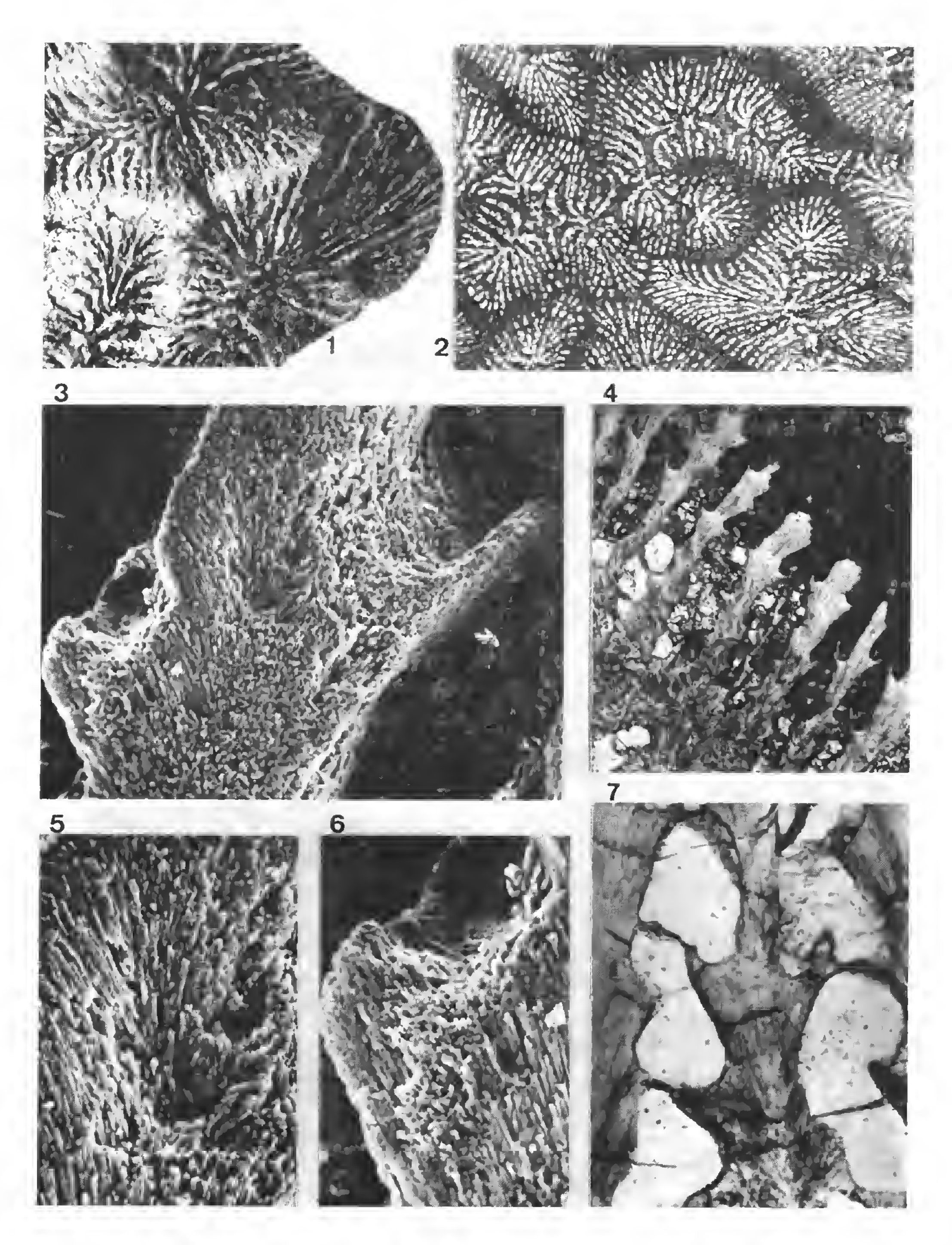


PLANCHE XV

Les bords distaux, inclinés à 45° environ, et formant ainsi des dépressions ou vallées calicinales assez profondes, présentent une rangée monolinéaire de fines dents coniques.

L'observation de LAUBE, concernant le nombre des cloisons et le diamètre des calices simples ne doit pas en effet dissimuler que cette forme présente une gemmation très rapide donnant naissance à des séries calicinales pouvant mesurer jusqu'à 15 mm de longueur (pl. XV, 2).

Eléments radiaires

Ce sont des septes simples, parfaitement compacts, généralement assez forts, à la surface desquels se détache nettement une forte ornementation pennulaire (pl. XV, 3, 4, 6 et 7).

De même que chez l'espèce précédente, les cloisons sont ici formées d'une série monoclinale de trabécules parfaites, fortement inclinées vers l'axe des polypiérites.

Ces trabécules, toujours jointives, produisent de façon synchrone des expansions latérales en gouttières fortement infléchies distalement, dont les sections, aussi bien longitudinales que transversales, produisent une disposition très caractéristique (fig. 16).

Opposés ou irrégulièrement alternes, ces éléments ornementaux appartiennent évi-

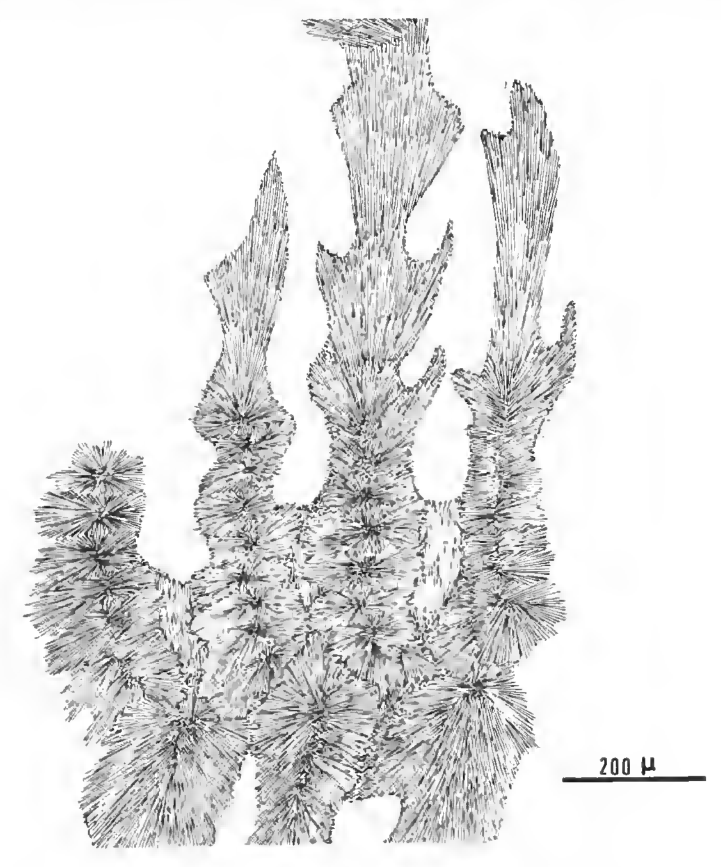


FIG. 16. — Microstructure septale d'*Isastraea bronni* (Klipstein).

demment au même type structural que celui qui a été examiné précédemment. Ils s'en distinguent toutefois par leur plus grande continuité : il s'agit ici de gouttières parfaitement continues, dont la bordure présente cependant des irrégularités (au sujet desquelles il est souvent difficile de faire la part de l'érosion).

Le trait notable de ces structures ornementales est, comme chez l'espèce précédente, l'absence d'axe de calcification propre (pl. XV, 6). Il s'agit de repli continu de l'ectoderme basal, sans différenciation d'axe secondaire comparable à celui qu'on pouvait observer chez les pennules ou ménianes des formes étudiées dans le premier chapitre.

On peut envisager de mettre en rapport cette différence structurale avec une observation portant sur la plus ou moins grande précocité de l'apparition des pennules (ou ménianes) chez les deux types en question.

En effet, lorsqu'on observe des structures pennulaires possédant un axe propre issu de l'axe trabéculaire principal, on constate qu'il s'agit de formes chez lesquelles l'apparition de ces structures est très précoce : elles se manifestent immédiatement en dessous du bord distal des cloisons, ce qui est évidemment nécessaire puisque l'axe secondaire est directement issu de la région centrale et doit donc s'en détacher immédiatement après sa mise en place.

Par contre, chez la dernière espèce étudiée, les bordures distales demeurent longtemps dépourvues d'ornementation, celle-ci ne se développant qu'à un stade relativement avancé de l'ontogenèse septale. Un tel état de chose rend ces structures difficilement observables sur les calices intacts (cf. fig. 1, pl. VII *in* Laube). Elles n'apparaissent avec leur plein développement que dans les régions profondes des polypiérites, et toute observation superficielle comporte un fort risque de sous-estimation de ce type d'ornementation.

Conclusion

Les deux polypiers que nous venons de décrire présentent donc un type d'ornementation septale pennulaire très différent de ceux qui ont été examinés jusqu'ici. Ce fait présente une double signification :

— l'ornementation pennulaire peut apparaître chez des formes de structure septale diverse ;

— les caractères microstructuraux des pennules elles-mêmes (ou des ménianes) peuvent également être fort différents d'un cas à l'autre.

Les indications tirées de la comparaison portant sur les genres *Craspedophyllia* et *Omphalophyllia* (principalement) se trouvent ainsi fortement confirmées et élargies, accentuant nettement le caractère convergent de ce type d'ornementation.

Rappelons, en outre, que la position systématique actuelle de ces deux formes se trouve évidemment infirmée par l'observation de leur microstructure septale. Leur classement dans un ensemble de définitions génériques plus cohérent pour toutes les formes cérioïdes triasiques sortirait du cadre de cette étude ; il sera présenté ultérieurement.

V. STRUCTURES PENNULAIRES CHEZ UNE FORME A CLOISONS PERFORÉES : *ARAIOPHYLLUM* nov. gen.[1]

Existence de Madréporaires a cloisons entièrement et régulièrement perforées dès le Trias

Bien que les Madréporaires triasiques présentent dans leur ensemble des structures septales compactes, on a pu de longue date mettre en évidence chez certains d'entre eux l'existence d'un processus de dissociation des cloisons présentant parfois une certaine analogie avec les septes poreux bien connus à partir du Jurassique. Depuis la simple projection des extrémités distales des trabécules, telle qu'on la connaît chez *Coeloceonia decipiens* (Cuif, 1972 : 271) jusqu'à la complète dissociation des cloisons en épines septales, entièrement séparées les unes des autres (par exemple *Stylophyllum*), tous les degrés du phénomène peuvent être observés. Dans certaines orientations de coupe, en particulier lorsque le plan de section est parallèle aux bordures axiales ou distales, ces types structuraux peuvent fournir localement des exemples de morphologie septale apparemment poreuse. Pourtant, la reconstitution de la structure septale a permis jusqu'ici d'expliquer les aspects observés par une dissociation trabéculaire plus ou moins poussée.

Il est par ailleurs évident qu'il existe une différence fondamentale entre ces structures et les septes poreux vrais. En effet, après leur isolement, les épines septales dissociées demeurent incomplètement séparées les unes des autres, réunies seulement par d'éventuels éléments endothéeaux. Au contraire, la structure poreuse vraie résulte de l'alternance de zone de contact et de dissociation entre trabécules voisines d'une même cloison, en rapport avec l'interruption momentanée de la mise en place de l'une d'entre elles.

Le genre *Procyclolites* était jusqu'à présent le seul cas signalé chez lequel des perforations vraies soient présentes. On peut les observer en effet (cf. ci-dessus p. 87) localisées à la bordure distale des cloisons, mais on peut aisément constater, en effectuant des coupes plus profondes, que ces perforations (d'ailleurs rares) sont toujours temporaires et se trouvent obturées au cours de l'ontogenèse septale.

Les gisements triasiques du Taurus lycien (Anatolie, vallée de l'Alakir Cay) m'ont fourni récemment un spécimen dendroïde dont les structures septales présentent d'abon-

PLANCHE XVI

Araiophyllum n. g.

1. — Section d'une colonie. (3 ×)
2. — Polypiérite. Noter la persistance de la perforation des cloisons, même dans les régions anciennes de la colonie. (15 ×)
3. — Face latérale d'une cloison. La région axiale est à droite ; fortement perforée. La bordure externe, crénelée par les extrémités distales des trabécules, comporte également des pores, entre lesquels on observe des pennules bien différenciées. (30 ×)
4. — Aspect de l'appareil septal en section transversale. (Complément de la photo 2.) (50 ×)
5. — Pores et pennules près de la bordure périphérique d'une cloison. (60 ×)
6 et 7. — Sections longitudinales. Morphologie d'une pennule. (12 et 60 ×)

1. De αραιος : poreux.

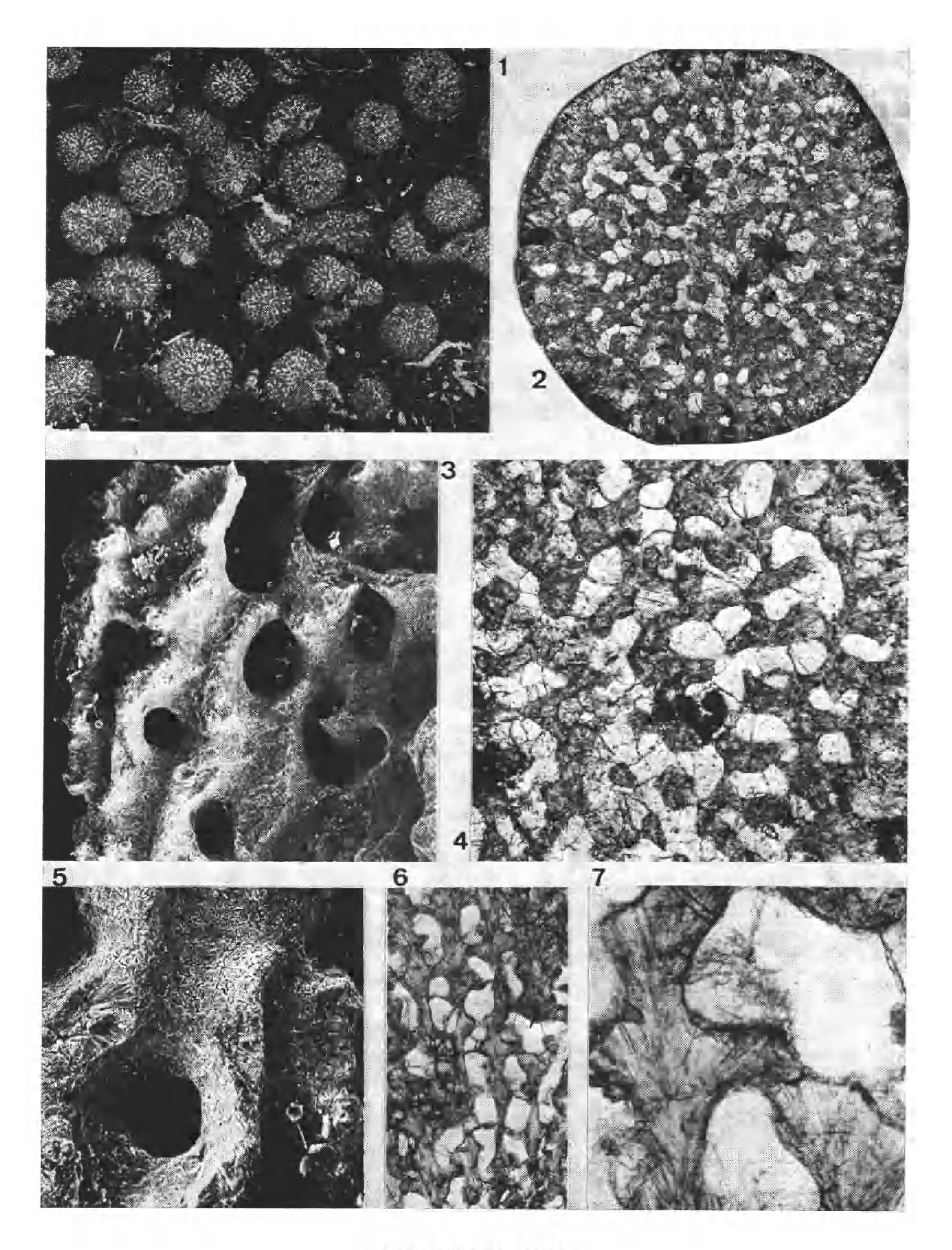


PLANCHE XVI

dantes et régulières perforations vraies, représentant de ce fait le premier exemple triasique chez lequel ce type structural apparaît avec son complet achèvement. Il est également intéressant de noter que les faces latérales de ces cloisons portent des expansions latérales allongées, dont les sections (transversales ou longitudinales) fournissent des indications de structures pennulaires tout à fait typiques.

Morphologie

Ces polypiers édifient des colonies dendroïdes relativement importantes (2 à 3 dm pour la plus volumineuse observée jusqu'ici), les polypiérites n'étant eux-mêmes que d'une taille très médiocre : 4 à 5 mm de diamètre (pl. XVI, 1). Ils sont toujours très régulièrement circulaires, et leur plus notable caractère morphologique réside dans l'aspect parfaitement hémisphérique de leur plateaux calicinal.

Sur les sections, le caractère poreux des cloisons apparaît nettement, jusque dans les plus anciennes régions des colonies, preuve du caractère permanent de cette disposition, qui l'oppose ainsi aux pores fugaces observés par ailleurs.

Microstructure

Le caractère hémisphérique du plateau calicinal, comparable à celui qui a été observé chez *O. recondita*, par exemple, correspond du point de vue structural à une disposition également comparable des axes trabéculaires. Ceux-ci, en effet, sont verticaux dans la région centrale des éléments radiaires et s'infléchissent très fortement vers l'extérieur au cours de leur croissance, de telle sorte que dans le tiers périphérique des cloisons ils parviennent à une orientation quasi horizontale. Autrement dit, il apparaît que les cloisons de ces polypiers sont uniquement constituées d'une région costale, la zone septale (infléchissement en direction axiale) étant pratiquement inexistante.

Compte tenu de cette orientation des axes trabéculaires, les perforations qui les séparent apparaissent évidemment beaucoup plus abondantes (en sections transversales) dans l'axe de la cavité générale que dans sa moitié périphérique. Cette répartition apparemment inégale des perforations est accentuée par la présence d'expansions latérales qui établissent des jonctions entre éléments radiaires voisins, structures beaucoup plus développées en fin d'ontogenèse des trabécules (fig. 17).

Du point de vue microstructural, ces éléments latéraux ne semblent pas présenter d'axe aussi nettement défini que ceux qu'il était possible d'observer dans les carènes de formes telles que les *Craspedophyllia*. Ils sont constitués de faisceaux plus ou moins aigus, s'infléchissant progressivement dans l'espace interseptal, mais demeurant dépourvus d'axe propre (cf. fig. 17).

Bien que ces expansions latérales soient moins développées dans la région axiale des polypiérites, là où les axes trabéculaires sont verticaux, elles y sont cependant bien observables, faisant en outre apparaître très clairement le caractère irrégulièrement opposé ou alterne de ces structures pennulaires (cf. pl. XVI, 6 et 7).

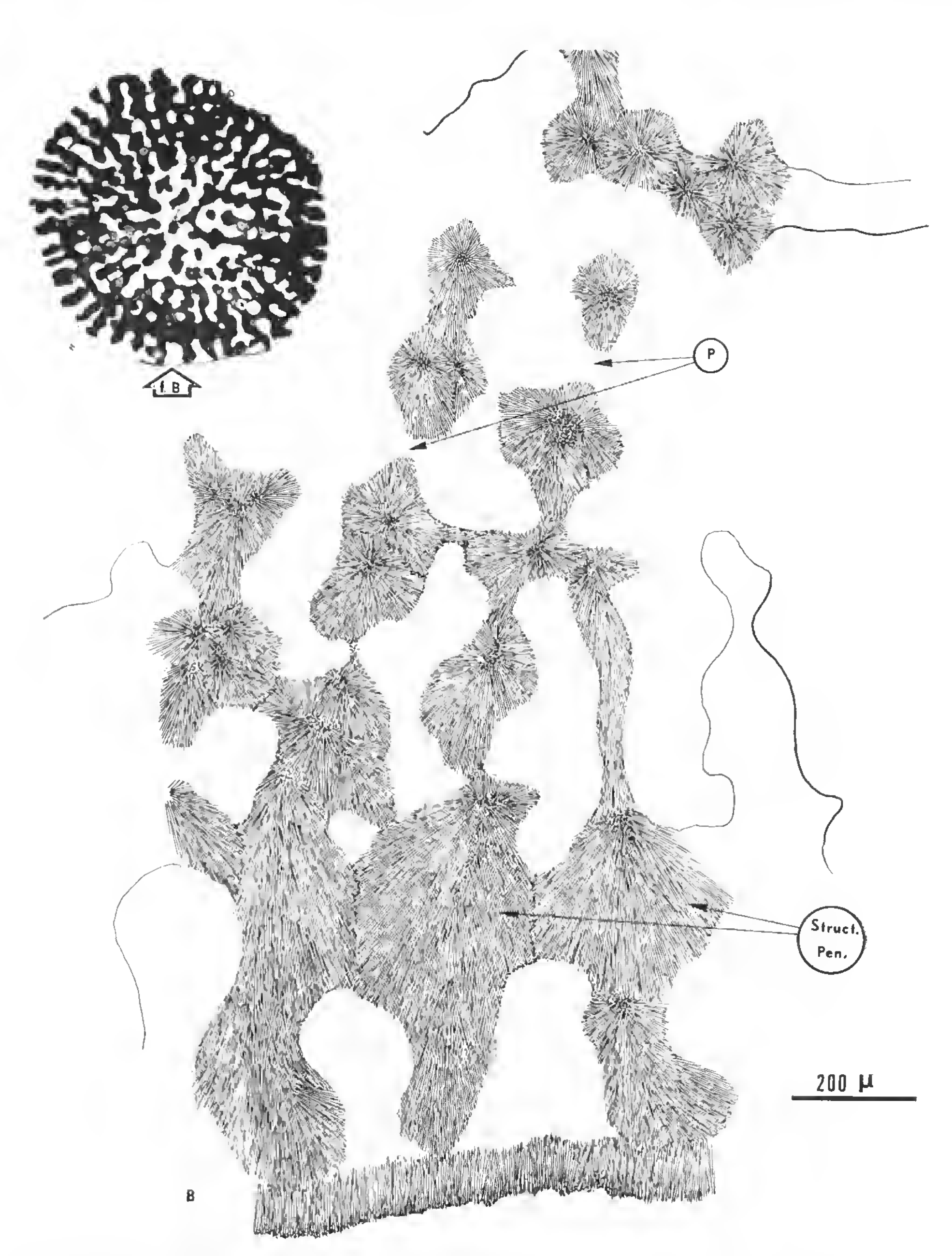


FIG. 17. — Microstructure septale d'*Araiophyllum*. Trabécules verticales dans la région axiale (haut de la figure), coupées sagittalement à la bordure périphérique.
P : pores ; Struct. Pen. : contact entre deux expansions latérales opposées.

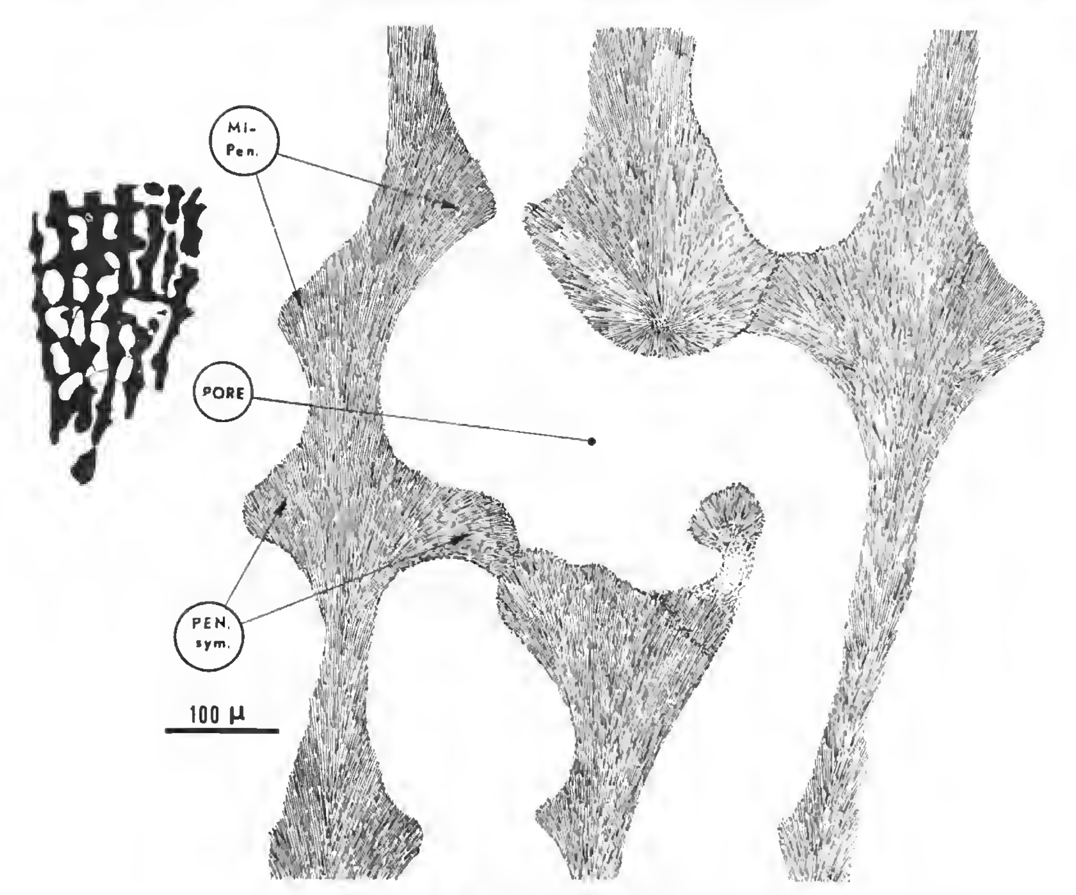


FIG. 18. — *Araiophyllum*. Section tangentielle.
Morphologie des expansions latérales symétriques (PEN. sym.) ou alternes (Mi — Pen).

DISCUSSION ET PROPOSITION TAXINOMIQUE

Ce type structural diffère évidemment de l'ensemble des types à cloisons pennulaires qui viennent d'être décrits. Il apparaît même complètement nouveau dans la faune triasique où, jusqu'à présent, aucun polypier à éléments radiaires entièrement perforés de façon permanente n'avait été décrit.

Les structures pennulaires qu'on y observe présentent également une disposition relativement originale. Dans leur principe d'édification, elles ne diffèrent pas fondamentalement des types déjà étudiés, puisqu'elles se présentent comme des expansions latérales des trabécules, perpendiculaires à leur direction de croissance. Ces expansions demeurent isolées les unes des autres dans la région axiale (là où les trabécules sont verticales), mais se conjuguent fréquemment dans la moitié périphérique. En outre, on observe alors fréquemment un contact entre pennules issues de deux cloisons voisines, ces éléments édifiant alors dans l'espace interseptal des structures synapticulaires relativement denses.

Du point de vue de ses rapports avec les genres mésozoïques, ce type structural doit être comparé avec les formes phacéloïdes connues dans deux familles du Jurassique chez lesquelles les cloisons perforées sont bien représentées : tout d'abord les Microsolenidae, dont font partie précisément les formes dont les structures pennulaires ont été minutieusement décrites par G. Gill ; et également les Latomeandriidae.

Avec les Microsolenidae, on doit relever une similitude de tendance vers la disposition extroversée des pontrelles : l'inflexion vers l'extérieur est en effet bien illustrée par des genres tels que *Chomatoseris*, où ce processus atteint son terme avec la croissance vers le bas des trabécules les plus périphériques.

Cette analogie structurale ne peut cependant masquer les différences portant sur la structure septale elle-même (comparer à ce sujet les figurations fournies par G. Gill, p. 67, et la photo 4 de la planche XVI représentant une face septale du polypier en question).

Les structures pennulaires elles-mêmes présentent des différences morphologiques très nettes par l'absence de bordure crénelée apparente et la moindre régularité de la disposition des pennules.

Des trois genres phacéloïdes ou dendroïdes de cette famille, le mieux connu est *Dermoseris* Koby, 1887, fort polypier dont les calices de 10 à 20 mm de diamètre comptent 140 à 200 cloisons, et qui représente donc un tout autre type générique que celui qui vient d'être examiné.

Dactylarea d'Orb., 1849, qui présente des séries calicinales polycentriques, en diffère donc également. Quant à *Disarea* From., on n'en connaît aucune figuration spécifique (J. Alloiteau, 1952 : 670).

Avec des formes telles que *Calamoseris* ou *Calameustolia* All., les rapports peuvent également être envisagés. Dans les deux cas on observe une structure en costo-septe qui en exclut le type triasique mais, d'un point de vue plus général, les sections obtenues par J. Alloiteau sur des exemplaires de Valfin présentent une ressemblance que confirment les figurations de microstructure : pontrelles simples, sensiblement monolinéaires (fig. 134 et 135 *in* Alloiteau, 1957). Seule différence importante : l'interprétation en terme de synapticule des jonctions interseptales dont, en l'absence de donnée sur les faces latérales, on ne peut évaluer la différence avec les dispositions analogues de l'échantillon triasique.

Il apparaît ainsi nécessaire d'utiliser un terme différent de celui des genres jurassiques les plus proches. Il est proposé de nommer cette forme triasique *Araiophyllum* n. g., attribuant au spécimen figuré ici le terme spécifique *triasicum*, en rapport avec la position chronologique de l'holotype.

L'existence d'une ornementation pennulaire chez ce nouveau genre triasique fournit un exemple supplémentaire de la variété des types structuraux chez lesquels ce type d'ornementation peut être observé.

VI. STRUCTURES PENNULAIRES CHEZ DES FORMES THAMNASTÉRIOÏDES

Susceptible d'apparaître à partir de microstructures septales variées, et réalisé selon des modalités très diverses, le type d'ornementation pennulaire n'est évidemment pas lié non plus à un type morphologique déterminé. De façon à compléter l'illustration qui vient d'en être donnée dans les chapitres précédents, deux exemples de formes thamnastérioïdes à structures pennulaires bien caractérisées vont être décrits.

Le plus anciennement connu, puisqu'il figure dans l'étude microstructurale de PRATZ (1882), est celui des *Astraeomorpha*, dont l'espèce-type, *A. crassisepta*, montre un développement de ménianes particulièrement apparent (cf. fig. 19).

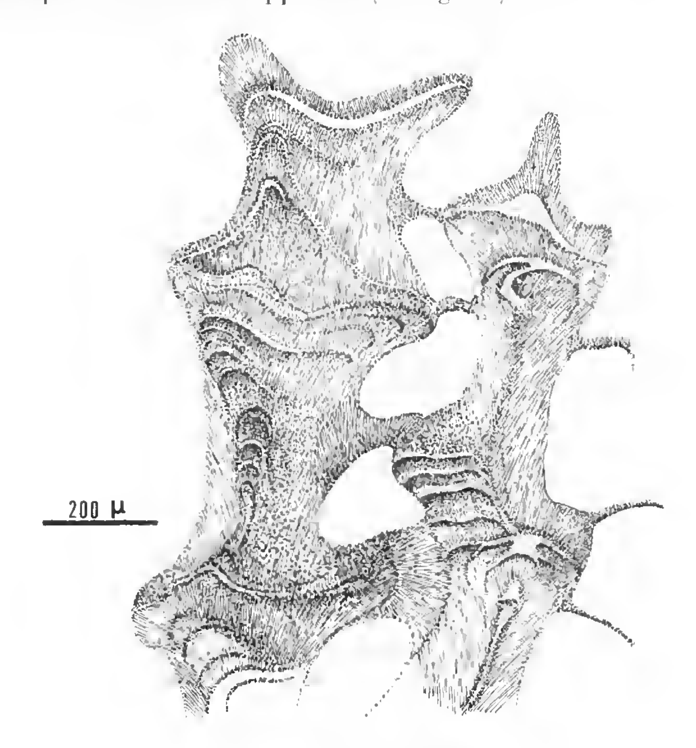


FIG. 19. — *Astraeomorpha crassisepta.*
Microstructure septale en coupe longitudinale. (Cf. également pl. XVII, 6-7.)

Mais d'autres formes en sont également pourvues, comme par exemple ces colonies thamnastérioïdes de Saint-Cassian, tout à fait étrangères aux *Astraeomorpha* du point de vue microstructural, mais dont VOLZ avait également reconnu les caractères d'ornementation latérale.

Astraeomorpha crassisepta Reuss, 1854 (p. 127)

HISTORIQUE

Ce genre fut érigé pour deux espèces nouvelles des couches de Zlambach à Gosau (couches rapportées à l'époque au Crétacé) : *A. crassisepta* et *A. goldfussi*. Les caractères génériques originaux sont les suivants :

« Un genre très particulier qui, en raison de l'irrégularité des calices et de la continuité des septes entre calices voisins se rapproche des Thamnastrées, mais s'en sépare, même après un examen sommaire par des caractères fondamentaux. Les calices sont tout à fait plats, petits, extrêmement irréguliers, présentant des septes peu nombreux (6 à 16), relativement épais, très variables et irréguliers. Ils entrent en contact avec un axe compact styliforme parfois rudimentaire.

« Les sections longitudinales des colonies sont extrêmement caractéristiques. On peut s'y rendre compte de ce que les lamelles ne sont pas en contact sur toute leur hauteur avec l'axe, mais seulement à des intervalles réguliers de 0,5-0,7 mm, de sorte qu'à la limite entre les lamelles et l'axe s'établit une rangée verticale de pores.

« Les lamelles se trouvent l'une l'autre en relation par une série de cloisons transversales assez épaisses, un peu obliques, qui parcourent tout l'espace interseptal, de sorte que chacun d'eux se trouve subdivisé un grand nombre de fois. Le nombre des subdivisions correspond à celui des éléments formant contact entre l'axe et les septes, et alternant avec la même extrême régularité. »

A la suite de cette diagnose de REUSS, les deux espèces nouvelles sont brièvement présentées :

« *A. goldfussi* : noduleuse. Les calices très irréguliers de 2 à 3 mm de diamètre, possèdent 10 à 16 septes très inégaux et souvent courbes, à faces latérales lisses. Seuls quelques-uns d'entre eux parviennent au centre et leurs bords internes sont souvent en contact. Axe rudimentaire.

« *A. crassisepta* : Irrégulièrement noduleuse, calices légèrement déprimés au centre avec seulement 6 à 9 septes courts mais extrêmement épais, dont les côtés sont un peu plus fortement dentés que chez l'espèce précédente. Axe apparent, compact styliforme. »

Les observations constituant les diagnoses originales apparaissent d'autant plus sommaires que l'étude microstructurale de PRATZ (1882 : 103, pl. XIV, fig. 13-15) prenant pour exemple *A. crassisepta* constitue véritablement un modèle très en avance sur son temps. Aussi, dès 1890, FRECH pouvait-il utiliser ce terme avec un sens beaucoup plus précis que celui auquel pouvaient atteindre bien d'autres termes génériques en usage. C'est à l'occasion du travail de FRECH que l'espèce *A. crassisepta* fut pour la première fois prise comme type, FRECH ayant fait tomber en synonymie avec elle l'autre terme spécifique proposé par REUSS (*A. goldfussi*).

DIENER (1921) présente les deux termes distincts, mais VAUGHAN et WELLS (1942 : 129) admettent la synonymie préconisée par FRECH. Quelle que soit l'opinion qui prévaudra à ce sujet, c'est également à partir de cette espèce que sont établies les observations ci-dessous sur la structure du genre, et tout particulièrement la nature des structures pennulaires qu'on peut y observer.

Originaux conservés à la Bayerische Staatsammlung de Munich sous les n^{os} As. XII 131 à As. XII 138.

Caractères morphologiques

Les colonies rapportées à cette espèce sont extrêmement polymorphes : les plus fréquentes affectent la forme d'épaisses lames irrégulièrement mamelonnées (pl. XVIII, 1). Il existe pourtant des spécimens dont le développement parfaitement régulier donne naissance à des colonies parfaitement trochoïdes, mais également des modes de développement lamellaire produisant des polypiers de moins d'un centimètre d'épaisseur.

La face inférieure des colonies était recouverte d'une légère holothèque, presque toujours errodée sur les échantillons très roulés de Fischerwiese.

Les calices sont petits et très peu déprimés, les distances entre centres voisins ne dépassant pas 3 à 4 mm. Chaque calice compte 8 à 16 cloisons, son centre étant matérialisé par une columelle styliforme dont le développement est très variable : en particulier, elle est fréquemment absente des calices jeunes.

Morphologie et microstructure septale

Les cloisons sont donc très courtes et épaisses, pouvant atteindre en section transversale 1 mm de largeur pour 3-4 mm de longueur seulement. Elles sont toujours parfaitement thamnastérioïdes.

Leur caractéristique essentielle est d'être pourvues sur leurs faces latérales d'expansions horizontales extrêmement fortes, déterminant des crêtes horizontales très régulièrement espacées dans les espaces interseptaux (cf. pl. XVII, 2). Ces structures constituent les « cloisons transversales » de Reuss, qui n'en a pas élucidé les rapports avec les éléments radiaires proprement dits, formulant néanmoins une observation très exacte sur les rapports de ces structures avec l'organe axial.

C'est en effet Pratz qui a le premier décrit la microstructure fibreuse de cette espèce, établissant également que ces éléments ornementaux représentaient une phase particulière de l'ontogenèse septale.

Ces « carènes » pour employer le terme ancien (ou Septalleistein) forment des structures continues d'un bord à l'autre des lames biseptales, elles sont fondamentalement horizon-

---

PLANCHE XVII

Astraeomorpha crassisepta Reuss.

1. — Morphologie d'une colonie. (1,5 ×)
2. — Faces latérales des cloisons. On observe nettement les très fortes ménianes parallèles très régulièrement alternantes entre cloisons voisines (flèche). (2 ×)
3. — Section transversale ; cloisons très fortement épaissies lorsque le plan de coupe traverse les ménianes opposées. (8 ×)
4. — Section longitudinale. Noter les crêtes courbes formées par les bordures distales des ménianes lorsqu'elles sont tangentées par le plan de coupe. (8 ×)
5. — Section transversale oblique. Sur la cloison qui occupe la diagonale du cliché, deux ménianes successives montrent nettement l'opposition des crêtes de part et d'autre de la cloison. (40 ×)

6 et 7. — Sections verticales de cloisons. Les surfaces de croissance successives sont nettement visibles, permettant de retracer l'ontogenèse de la cloison et les morphologies prises par la bordure distale. (140 ×)

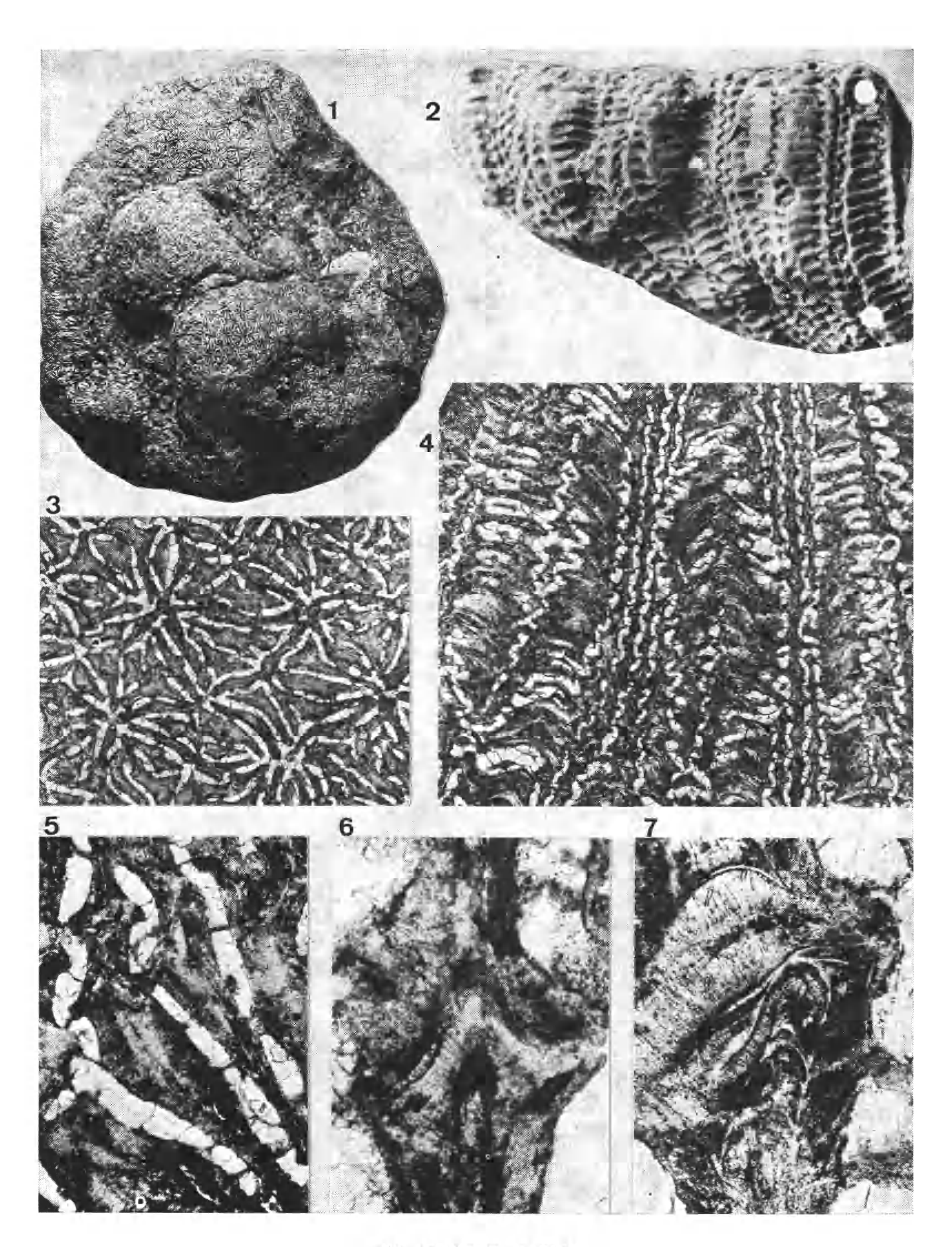


PLANCHE XVII

tales (perpendiculaires à la direction de croissance), mais leur bord distal est infléchi vers le haut. Ces éléments sont en général opposés de part et d'autre d'une même cloison, mais un certain décalage vertical peut également être observé. Par ailleurs, dans un espace interseptal déterminé, les crêtes appartenant aux deux faces septales opposées sont très régulièrement alternes, et cette disposition caractéristique est tout à fait visible macroscopiquement : elles ne sont donc nullement en contact, comme le pensait Reuss, qui voyait dans cette disposition un élément de similitude avec le genre *Clausastraea*.

Aux bords internes des lames biseptales, ces structures se projettent légèrement dans la cavité axiale, formant une sorte de bec qui entre très fréquemment en contact avec la columelle, déterminant l'existence des pores signalés par Reuss, qui n'ont évidemment rien à voir avec des perforations septales vraies.

En effet, les lames biseptales sont parfaitement compactes tout au long de leur développement. Elles sont caractérisées par l'absence complète de différenciation trabéculaire, l'ensemble de la cloison étant constitué de tissu fibreux rigoureusement continu, formé par les faisceaux parallèles insérés sur un plan médio-septal fondamentalement rectiligne.

Les modalités de mise en place de ce tissu indifférencié apparaissent clairement sur les coupes longitudinales (fig. 19). On observe, en effet, l'existence de surfaces de croissance, ou plus vraisemblablement d'arrêt de croissance, à partir desquelles sont édifiées les régions distales. Les faisceaux fibreux d'une couche de croissance étant disposés à peu près normalement à la surface morphologique de la couche sous-jacente, les disparités dans la vitesse de croissance des faisceaux d'une couche déterminent donc progressivement les variations morphologiques de l'élément radiaire dans son ensemble. Ainsi, la formation des carènes latérales apparaît comme le résultat de l'inflexion vers l'espace interseptal des couches fibreuses indifférenciées qui forment la cloison (pl. XVII, 6 et 7). De ce fait elles sont entièrement homologues des axes latéraux qui apparaissent chez les formes à structures septales trabéculaires pour former les pennules qu'on a pu y observer.

De même, ce sont les irrégularités dans le développement morphologique de ces surfaces de croissance qui déterminent l'opposition ou le décalage vertical de deux carènes d'une même cloison.

L'analyse de ces surfaces permet donc de reconstituer de manière très précise les modalités de croissance des éléments radiaires de cette espèce, caractérisée d'une façon générale par l'alternance de phases de développement vertical rapide (les surfaces de croissance sont fortement convexes vers le haut, les cloisons sont minces) et de phases de ralentissement au cours desquelles sont produites les carènes latérales[1].

L'appareil septal représente donc chez ces polypiers une structure extrêmement dense, à l'intérieur de laquelle les autres éléments sont peu importants. L'endothèque en particulier, bien que régulièrement développée, n'est formée que de fins dissépiments très peu apparents sur les coupes.

Observations taxinomiques

La définition du genre *Astraeomorpha* (terme dont la validité n'a jamais été contestée) doit donc être fortement remaniée. En effet, les indications formant la diagnose originale

1. Ce type de croissance est très exactement comparable à celui qu'a décrit G. Gill (1967 : 76) à propos des structures pennulaires des Microsolenidae.

représentent des critères tout à fait secondaires, tandis que les caractéristiques microstructurales demeurent inutilisées, même dans les plus récents essais de classification.

VAUGHAN et WELLS (1943 : 129), plaçant le terme *Astraeomorpha* comme sous-genre de *Thamnasteria*, négligent ainsi complètement les données microstructurales (dont par ailleurs ils reconnaissent la valeur).

La définition suivante est donc proposée : Le terme *Astraeomorpha* réunit des polypiers parfaitement thamnastérioïdes, dont les lames biseptales entièrement compactes portent une ornementation de ménianes horizontales rigoureusement continues. La microstructure septale est caractérisée par l'absence complète de différenciation trabéculaire : les faisceaux fibreux qui constituent le tissu septal sont disposés perpendiculairement à un plan médio-septal parfaitement continu. Les ménianes horizontales sont également constituées de tissu fibreux indifférencié, par simple expansion latérale des surfaces de croissance successives.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES DES STRUCTURES PENNULAIRES D' *Astraeomorpha crassisepta* AVEC LES TYPES PRÉCÉDEMMENT EXAMINÉS

Les modalités de croissance des structures septales d'*A. crassisepta* montrent donc que les éléments pennulaires qu'on y observe sont entièrement homologues des divers types observés jusqu'ici. Cependant, elles présentent un caractère original dans la mesure où, même chez les formes à tissu septal indifférencié, comme les *Craspedophyllia*, les pennules étaient toujours constituées d'axes bien individualisés, plus ou moins jointifs. Rien de tel ici où les pennules sont elles-mêmes totalement indifférenciées, représentant donc le stade le plus simple qui soit concevable du point de vue de l'organisation septale.

Cet exemple achève de prouver combien la notion de structure pennulaire présente une valeur générale susceptible de fournir l'interprétation de microstructures variées. Mais, par là même, elle s'avère évidemment inadéquate pour la définition d'un ensemble taxinomique réduit (cf. également p. 125 : Conclusion générale).

Thamnastraea frechi Volz, 1896
(P. 59, pl. VI, fig. 1-10)

La collection du Geologische Bundesanstalt de Vienne conserve, sous les n°s 4432 et 4425, deux spécimens de VOLZ (dont l'original est figuré pl. XVIII, fig. 1) à partir desquels ont été établies les données microstructurales de cette description.

Les caractères morphologiques de l'espèce en question sont en effet très bien décrits par VOLZ dans la diagnose originale dont voici l'essentiel :

« Colonies de formes très variables, le plus souvent en nodules qui peuvent être plurilobés, plus rarement foliacés. Les calices sont accolés et petits, les septes assez nombreux, disposés en deux ordres.

« A leur bord libre (distal) les septes sont fortement granulés par les extrémités des poutrelles. Leurs faces latérales portent des carènes dont le mode d'édification par soudure des granules voisins est très visible.

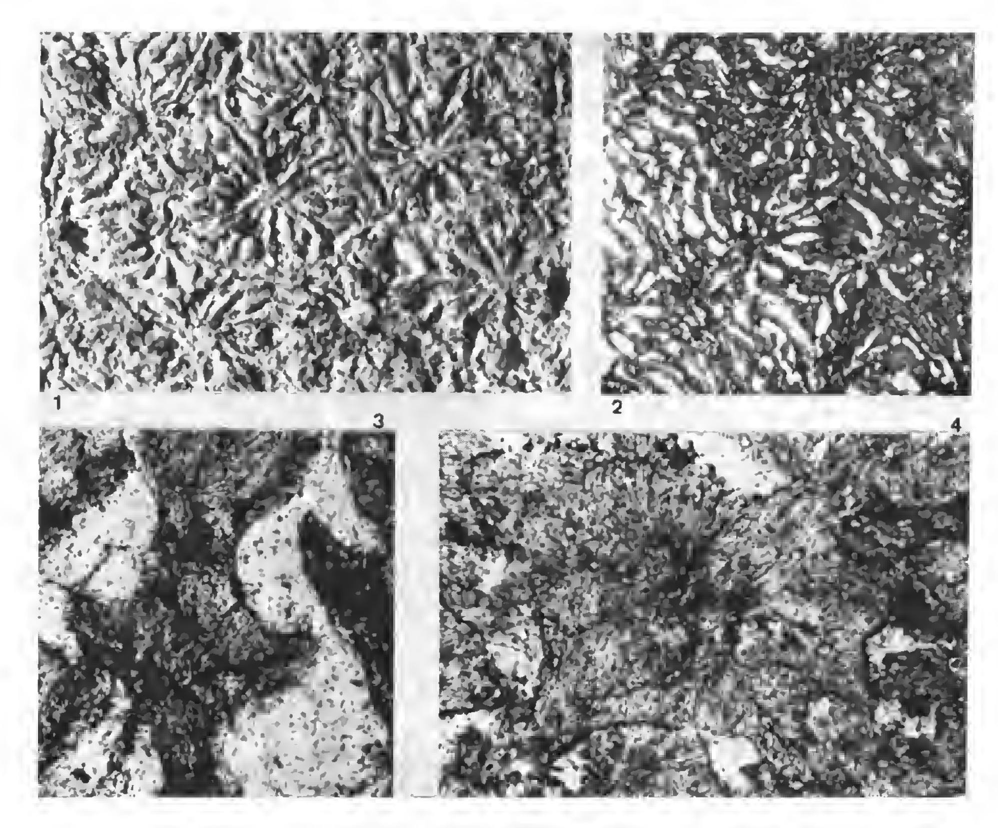


PLANCHE XVIII

Thamnotropis frechi (Volz).

1. — Surface calicifère. Cloisons thamnastérioïdes, forte columelle axiale. (8 ×)
2. — Section horizontale. Indentation des bordures septales causées par les carènes septales successives. (10 ×)
3. — Section subverticale d'une cloison. Axes latéraux émis simultanément de part et d'autre du plan septal et formant les ménianes. (30 ×)
4. — Organe axial massif. (45 ×)

« La columelle est massive et s'anastomose aux bords internes des septes majeurs. Synapticules rares. En coupe longitudinale, l'endothèque apparaît formée de très nombreux planchers.

« Aucune muraille ne sépare les calices. Par contre, la base des colonies est enveloppée d'une muraille générale finement striée. »

Les indications de cette diagnose sont exactes, parfois même particulièrement précises (cf. la notation sur la formation des carènes par la soudure des granules). Les seules indications à y ajouter concernent essentiellement les caractères microstructuraux.

Les éléments radiaires sont des lames biseptales parfaites (pl. XVIII, 1 et 2), d'allure générale fortement sigmoïde, parfois amincies dans leur région moyenne. Volz note à leur sujet une disposition en deux ordres, mais celle-ci est loin d'être évidente à l'observation

des lames minces tirées de l'holotype. Les anastomoses des bords internes des cloisons avec la très massive columelle styliforme sont irrégulières et ne peuvent donner d'indication significative sur cette répartition des septes.

Les lames biseptales sont édifiées par des trabécules parfaitement centrées, entièrement jointives, à orientation générale verticale, légèrement infléchies aux bords internes.

L'ornementation septale, extrêmement visible et caractéristique, est composée de carènes horizontales d'une importance relative telle qu'elles donnent aux sections des cloisons un aspect dentelé toujours très apparent (pl. XVIII, 2 et 3).

Ces ménianes résultent de la production synchrone par les trabécules d'axes latéraux

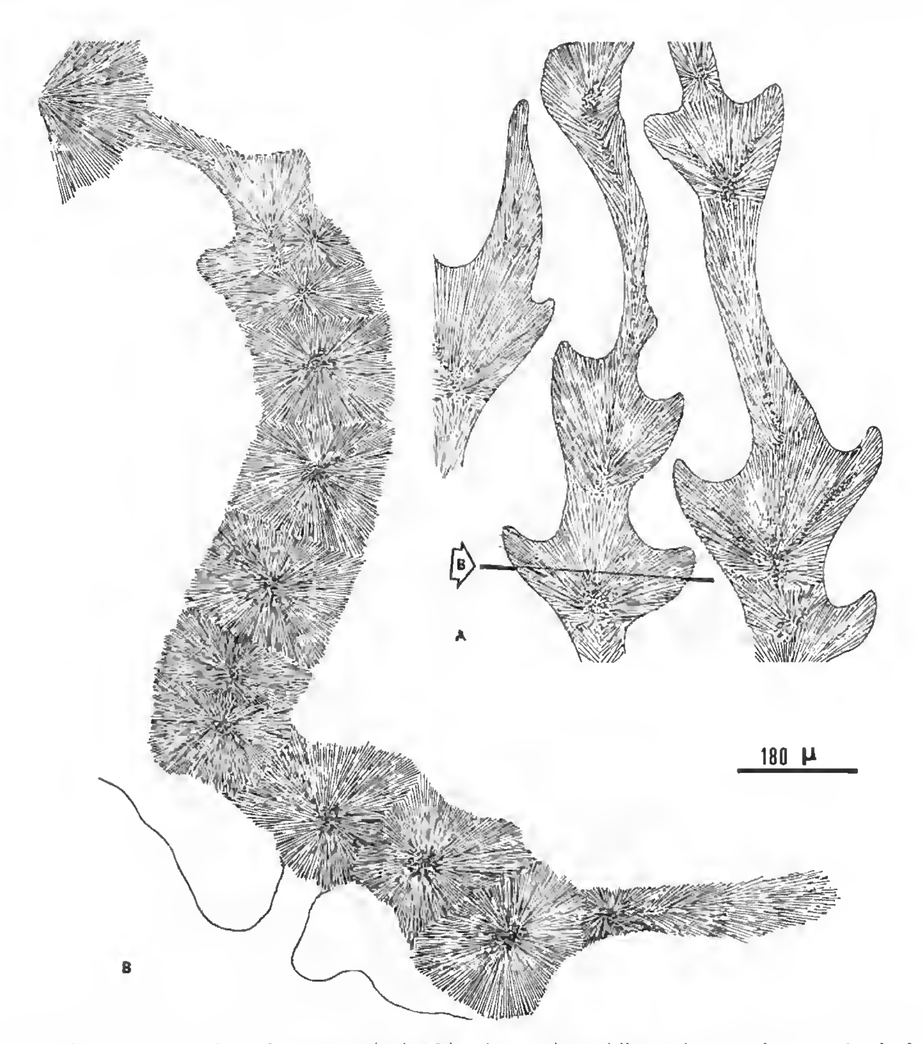


Fig. 20. — Microstructure de *Thamnotropis frechi* : A, section oblique des ménianes près de la bordure distale des cloisons ; B, section horizontale passant par les expansions latérales jointives des axes trabéculaires.

courts infléchis dans les espaces interseptaux, selon un processus maintenant bien connu. Chez cette forme, le caractère opposé de ces ménianes est réalisé avec une particulière exactitude. Leur fréquence d'apparition au cours de la croissance verticale des cloisons est également très régulière. Comme chez plusieurs formes examinées précédemment, les bordures distales de ces ménianes manifestent nettement leur structure trabéculaire par la présence de granules arrondis, bien observés par VOLZ, et qui ne sont en fait que les extrémités des axes courts latéraux.

Position taxinomique de ce type structural

La structure parfaitement compacte des cloisons de cette forme, de même que les caractères de leur ornementation latérale excluent évidemment l'espèce en question du genre *Thamnasteria* dans lequel elle fut placée par VOLZ.

Du point de vue des caractères microstructuraux, elle manifeste une similitude accusée avec la série de formes fondées sur *Tropiastraea* :

— similitude de la structure générale des cloisons en trabécules verticales parfaitement centrées ;

— identité des caractères de l'ornementation latérale en ménianes parallèles formées par la conjonction d'axes latéraux courts ;

— présence dans tous les cas d'une très forte columelle styliforme.

Ce schéma structural se trouve donc illustré par une série très complète de type morphologique puisque, dans les chapitres précédents, ont été successivement décrits des types simple, dendroïde et cérioïde. La forme thamnastérioïde, *T. frechi* Volz, en complétant cette série, prend donc naturellement place à côté d'eux.

Proposition taxinomique

Défini par les caractères génériques formulés ci-dessus, le terme *Thamnotropis* est proposé pour désigner *T. frechi* Volz, 1896. En ce qui concerne les caractères de l'ornementation pennulaire, l'examen de ces deux formes thamnatérioïdes successives, *Astraeomorpha crassisepta* et *Thamnotropis frechi* (Volz), établit à nouveau de façon très claire le caractère convergent des ménianes. De toute évidence, ces deux genres doivent être placés dans des familles différentes et cependant tous deux présentent une ornementation latérale en ménianes horizontales rigoureusement continues. Seule l'analyse des rapports entre cette ornementation et la structure septale dont elle est issue peut donc fournir les éléments d'une position systématique cohérente.

Ces deux types ne représentent d'ailleurs pas la totalité des formes thamnatérioïdes à faces latérales carénées, présentes dans les formations triasiques, mais l'opposition de leurs caractères microstructuraux, alliée à la similitude (superficielle) de leurs caractères ornementaux, constitue une bonne illustration des conclusions progressivement apparues au cours des chapitres précédents.

CONCLUSION GÉNÉRALE

1 — A plusieurs occasions au cours des chapitres précédents l'analyse microstructurale à démontré l'hétérogénéité des taxons actuellement admis [cf. CUIF, 1972 (Stylophyllidae) ; 1974 (genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia*), et ci-dessus p. 91 (familles Conophyllidae-rocyclolitidae].

2 — La seconde partie du présent travail fournit, par contre, un exemple significatif des possibilités de ce genre d'analyse pour suggérer des rapprochements entre types morphologiques différents. Ainsi, la série fondée sur *Tropiastraea* représente-t-elle un groupe de formes entre lesquelles l'étroite corrélation des caractères fondamentaux (structure septale et ornementation) semble de nature à fournir l'indication de rapports phylétiques possibles.

3 — Les observations présentées dans les pages précédentes à propos de l'ornementation de type pennulaire montrent également la difficulté de fonder une systématique sur un seul élément : en l'occurrence un type d'ornementation latérale.

On a maintes fois constaté, en effet, que cette ornementation pouvait être réalisée selon des modalités structurales très diverses, auxquelles ne sont d'ailleurs pas associées constamment les mêmes types de structure septale. Par exemple, des cloisons à structure fibreuse continue peuvent porter des ménianes elles-mêmes indifférenciées (*Astreomorpha*), ou constituées de sclérodermites parfaitement centrés (*Craspedophyllia*).

4 — On peut donc penser que la définition précise de types d'architecture septale (et des rapports microstructure-ornementation) pourrait fournir la base essentielle des groupements supra-génériques sans lesquels on ne pourra interpréter les rapports entre les divers groupes de Madréporaires présents au Trias, ni leurs rapports avec les faunes ultérieures.

Récapitulation des diagnoses des nouveaux termes génériques

Myriophyllum (p. 61) : Espèce-type : *Montlivaltia badiotica* Loretz, 1875.

Terme devant se substituer à *Myriophyllia* Volz, 1896, en raison de l'antériorité de *Myriophyllia* d'Orb., désignant un type méandroïde.

Myriophyllum désigne des polypiers simples (pouvant être polycentriques mais non ramifiés), à plateau calicinal sub-horizontal, à structure axiale spongieuse.

Microstructure septale en trabécules parfaitement centrées, jointives, verticales sur toute la largeur de la cloison.

Granulations produites en rangées horizontales symétriques, les granules ne sont jamais fusionnés en ménianes.

Rhopalophyllia (p. 72) : Espèce-type : *R. granulata* n. sp.

Polypiers simples à très forte structure axiale styliforme. Cloisons rectilignes portant une ornementation en rangées parallèles et symétriques de granules arrondis, fusionnés à leur base en ménianes imparfaites.

Les trabécules sont parfaitement centrées et jointives, de fort diamètre. Elles ne s'infléchissent que très lentement vers l'axe du lumen : les rangées de granules sont faiblement obliques vers le bas et les bords distaux forment une dépression infundibuliforme très ouverte.

Tropiphyllum (p. 92) : Espèce-type : *T. ornatum* n. sp.

Polypiers simples à très nombreux éléments radiaires entièrement compacts, dépourvus de structure axiale.

Les cloisons, à structure trabéculaire parfaite, portent de très fortes ménianes continues, édifiées par inflexion d'axes latéraux jointifs. Ces derniers subissent une seconde bifurcation dans la méniane elle-même. Chez l'espèce-type du genre, les extrémités distales de ces axes secondaires demeurent visibles.

Tropidendron (p. 94) : Espèce-type : *T. rhopalifer* n. sp.

Polypiers dendroïdes, à densité septale relativement faible (6,5-7), pourvus d'un organe axial styliforme.

Cloisons entièrement compactes, formées de trabécules parfaites, jointives et verticales. Elles portent des ménianes continues produites par bifurcation des axes trabéculaires. Les axes secondaires sont jointifs jusqu'à leur extrémité distale.

Araiophyllum (p. 110) : Espèce-type : *A. triasicum*.

Polypiers dendroïdes à cloisons fortement perforées. Surface calicinale hémisphérique. Les axes trabéculaires, verticaux dans la région interne, s'infléchissent distalement vers l'extérieur. Ils émettent des expansions latérales qui entrent en contact d'une cloison à l'autre, mais sont particulièrement développées à la périphérie du lumen. Muraille épithécale.

Thamnotropis (p. 124) : Espèce-type : *Thamnastraea Frechi* Volz, 1896.

Polypiers thamnastérioïdes, à cloisons entièrement compactes et organes axiaux massifs. Les cloisons sont édifiées par des trabécules parfaitement centrées, jointives et verticales. Les trabécules produisent régulièrement et symétriquement des axes latéraux jointifs édifiant des ménianes continues horizontales.

OUVRAGES CITÉS

La plupart des travaux cités dans ce texte sont des ouvrages anciens et classiques dont la liste a été donnée dans le fascicule 1 de ces Recherches (Cuif, 1972, *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 97, Sciences de la Terre 17 : 211-291.)

Les publications suivantes ont été également consultées.

Cuif, J. P., 1964. — Microstructure du genre *Gigantostylis* Frech. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **261** : 1046-1049.

— 1974. — Recherches sur les Madréporaires du Trias. II Genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 275, Science de la Terre 40 : 293-400.

Gill, G. A., 1967. — II. Quelques précisions sur les septes perforés des polypiers mésozoïques. Mém. Soc. géol. Fr., n. sér., no 106 : 57-81, pl. V à XII.

Michelin H., 1840-1847. — Iconographie zoophytologique. Description par localités et terrains des polypiers fossiles de France et des pays environnants.

Pelletier, M., 1950. — Définition du genre *Isastraea* Milne-Edwards et Haime, 1851, d'après la structure du génotype : *Astraea helianthoides* Goldf., 1826. *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, no 10 : 160-162, 2 fig.

Vinassa de Regny, P., 1915. — Triadische Algen, Spongien und Bryozoen aus Timor. Palaeontologie von Timor, IV Liefg., Stuttgart, 1915.

Manuscrit déposé le 18 octobre 1974.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 310, mai-juin 1975,
Sciences de la terre 44 : 45-127.

Achevé d'imprimer le 15 octobre 1975.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secretariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.